

Diplôme d'Ingénieur des Techniques Agricoles
Master Professionnel :
« Elaboration et Amélioration de la Production Végétale »

Sandrine LEGROS

**Répartition et dynamique des réserves
carbonées dans les compartiments aériens du
manguier entre le repos avant floraison et la fin
de la récolte - Relations avec sa charge en fruits**

Mémoire soutenu le 30 septembre 2005

à l'ENITA de Clermont-Ferrand

Promotion 2002-2005

Etude réalisée dans le département CIRAD-Amis

Encadrement :

Maîtres de stage : **Anne Clément-Vidal et Frédéric Normand**

Tuteur pédagogique : **Pascale Goupil**



Centre de Coopération
Internationale en Recherche
Agronomique pour le
Développement



Université Blaise Pascal



Abstract

Mango has an important place in the economy of Reunion Island. However, many problems can occur during the crop's annual, phenological cycle, such as low fruit set or high abortion rates, resulting in irregular yields. A major role of carbohydrate resources in these phenomena has been suspected since a long time, and CIRAD is currently investigating this hypothesis. The objectives of this project are 1) to obtain a spatial and temporal map of soluble sugars (sucrose, glucose and fructose) and insoluble carbohydrate reserves (starch) in the architecture of the mango tree; and 2) to relate fruit production to the availability of carbohydrates in different plant organs during four key periods of the annual phenological cycle.

First results show starch storage mainly in oldest wood tissues, whereas soluble carbohydrates are predominantly located in young wood and in leaves. Sucrose concentrations decrease significantly at flowering stage in all tree organs. Starch mobilisation in the wood was observed from the rest period (before flowering) to harvest, and took place mainly in young wood. These compartments are physically closer to the inflorescences than the old wood, thus indicating that fruits and inflorescences are strong carbohydrates sinks. Consequently the sinks draw preferentially from reserves in neighbouring compartments. Periods of presence or absence of fruits on the tree affect carbohydrate distribution. However, the most marked relationships between fruit load and carbohydrate concentrations were observed at flowering. These results, once they have been complemented with in-depth studies, will provide a better understanding of Mango tree physiology and enable to optimize orchard management.

Key words: *Mangifera indica*, phenological cycle, starch, sucrose, production, carbohydrates allocation

Remerciements

Je remercie tout d'abord le CIRAD-Amis et toute l'équipe ECOTROP de Mickael Dingkuhn de m'avoir permis d'effectuer ce stage dans de très bonnes conditions.

Je tiens à remercier tout particulièrement Anne Clément-Vidal pour son encadrement, ses conseils et sa disponibilité tout au long de ce stage. Merci également d'avoir partagé toutes les questions concernant le manguier, plante peu connue pour toutes les deux ! Merci également pour sa confiance et ses encouragements lors de la rédaction de ce mémoire.

Je remerciera ensuite Frédéric Normand pour sa disponibilité malgré la distance, merci pour toutes les informations et réponses aux multiples questions posées pas toujours très clairement et dans des délais parfois un peu courts ! Merci également pour la minutieuse et très productive relecture de ce rapport.

Merci aussi à Magali Jannoyer pour sa disponibilité et présence pour répondre à toutes les questions concernant le manguier et son développement.

Je remercie également Isabelle Mialet-Serra pour ses conseils sur les statistiques et pour sa disponibilité. Ce stage aura permis d'avoir déjà réalisé quelques travaux et analyses ensemble qui j'espère seront bénéfiques pour notre collaboration à venir. Je n'ai pas trop de doute, je suis sûre que tout se passera bien. Bon courage pour les quelques semaines difficiles à venir...

Je remercie ensuite toute l'équipe pour les bons moments passés autour d'une tasse de café ou de thé pour ma part !

Merci également à tous les stagiaires présents lors de ces six mois. Je pense principalement à mon voisin de droite, Meryll et ma voisine de gauche, Eva, ainsi que mon homonyme Sandrine. Merci pour les bons moments passés en dehors de la salle stagiaires que ce soit à la plage ou autour d'une table en train de jouer !

Enfin je remercierai mon P'tit Loup pour son écoute, ses conseils et son courage de m'avoir supportée pendant toutes les phases de ce stage. Merci également pour toutes les petites attentions et les petites pauses toujours agréables apportées pendant les longues heures de rédaction de ce mémoire. C'est vraiment un bonheur de l'avoir à mes côtés, j'espère que ça va durer encore longtemps...

Mais l'aventure ne s'arrête pas là, maintenant c'est une autre épreuve qui commence. Avec vous tous je suis sûre qu'elle se passera dans les meilleures conditions possibles...

Table des Matières

| | |
|---|-----------|
| INTRODUCTION GENERALE..... | 1 |
| I^{ERE} PARTIE : CONTEXTE SCIENTIFIQUE ET PROBLEMATIQUE | 2 |
| I. PRESENTATION DE L'ARBRE ET SES CARACTERISTIQUES | 2 |
| I.1. <i>Historique, origine et classification</i> | 2 |
| I.2. <i>Exigences agro-climatiques</i> | 3 |
| I.3. <i>Caractéristiques architecturales de l'arbre</i> | 3 |
| I.3.a. Le développement de l'arbre..... | 3 |
| I.3.b. Notion d'erraticisme..... | 3 |
| I.3.c. Notion d'alternance | 4 |
| I.4. <i>Cycle phénologique</i> | 4 |
| I.4.a. La croissance végétative..... | 5 |
| I.4.b. La phase de repos | 5 |
| I.4.c. La floraison | 6 |
| I.4.d. La croissance des fruits | 6 |
| I.4.e. La récolte | 7 |
| II. LES RESERVES CARBONEES DANS LES PLANTES | 7 |
| II.1. <i>Origine et nature des sucres dans la plante</i> | 7 |
| II.2. <i>Localisation des sucres dans la plante</i> | 8 |
| II.3. <i>Rôle des sucres en liaison avec le cycle phénologique</i> | 9 |
| II.4. <i>Les sucres de réserve chez le manguiier</i> | 10 |
| III. OBJECTIFS DE L'ETUDE DES RESERVES CARBONEES DU MANGUIER | 11 |
| III.1. <i>Objectifs de l'ATP Réserves</i> | 11 |
| III.2. <i>Objectifs du stage</i> | 11 |
| II^{EME} PARTIE : MATERIELS ET METHODES | 13 |
| I. CONDITIONS EXPERIMENTALES ET MATERIEL VEGETAL | 13 |
| I.1. <i>Contexte agro-géo-climatique de la parcelle d'essai</i> | 13 |
| I.1.a. Localisation..... | 13 |
| I.1.b. Les températures et précipitations | 13 |
| I.1.c. Pédologie de la parcelle..... | 13 |
| I.2. <i>Le matériel végétal</i> | 14 |
| I.2.a. La variété utilisée..... | 14 |
| I.2.b. La conduite des plants..... | 14 |
| II. L'ECHANTILLONNAGE | 15 |
| II.1. <i>Aspect temporel de l'étude</i> | 15 |
| II.2. <i>Aspect spatial</i> | 15 |
| II.2.a. Structuration et réalisation de l'échantillonnage dans l'arbre | 16 |
| II.2.b. Les compartiments échantillonnés | 16 |
| II.3. <i>Données complémentaires</i> | 18 |
| II.3.a. Mesures de circonférences..... | 18 |
| II.3.b. Mesures sur les fruits | 19 |
| II.3.c. Mesures de biomasse végétative..... | 19 |
| II.4. <i>Préparation des échantillons</i> | 19 |
| III. L'ANALYSE DES SUCRES..... | 20 |
| III.1. <i>Méthode d'extraction des sucres</i> | 20 |
| III.2. <i>Dosage des sucres solubles</i> | 21 |
| III.3. <i>Dosage de l'amidon</i> | 22 |
| IV. L'ANALYSE DES RESULTATS..... | 23 |
| III^{EME} PARTIE : RESULTATS ET DISCUSSION..... | 24 |
| I. REPARTITION SPATIALE DES GLUCIDES AU SEIN DES DIFFERENTS COMPARTIMENTS AERIEN DU MANGUIER (EXEMPLE DU STADE « RECOLTE DES FRUITS », CAMPAGNE 4)..... | 24 |
| I.1. <i>Part relative des différents sucres en fonction des compartiments de l'arbre</i> | 24 |
| I.2. <i>Répartition des glucides au sein des compartiments aériens végétatifs</i> | 25 |
| I.2.a. Les monosaccharides..... | 25 |
| I.2.b. Le saccharose..... | 25 |
| I.2.c. L'amidon | 25 |
| I.2.d. Variabilité de la répartition des sucres au sein de l'arbre | 26 |
| I.2.e. Variabilité des teneurs en sucres en fonction de la nature de l'unité de croissance terminale | 27 |
| I.3. <i>Répartition des glucides au sein des compartiments du fruit</i> | 27 |
| I.4. <i>Bilan de l'étude sur la répartition spatiale des glucides</i> | 28 |

| | |
|---|-----------|
| II. EVOLUTION SAISONNIERE DES SUCRES AU SEIN DES DIFFERENTS COMPARTIMENTS | 29 |
| II.1. <i>Evolution saisonnière des teneurs en sucres au sein des compartiments végétatifs</i> | 29 |
| II.1.a. Dans les compartiments ligneux âgés..... | 29 |
| II.1.b. Dans les compartiments ligneux jeunes | 30 |
| II.1.c. Dans les feuilles | 30 |
| II.1.d. Influence de la nature des unités de croissances sur l'évolution saisonnière des sucres | 31 |
| II.1.e. Bilan de l'évolution saisonnière dans les compartiments végétatifs | 31 |
| II.2. <i>Evolution des teneurs en sucres au cours du développement de l'inflorescence et des fruits</i> | 32 |
| II.2.a. L'inflorescence | 32 |
| II.2.b. Les fruits..... | 32 |
| III. RELATIONS ENTRE LES TENEURS OU LES QUANTITES DE GLUCIDES STOCKEES ET LA CHARGE EN FRUITS..... | 33 |
| III.1. <i>Les fruits : un puits de carbone important</i> | 33 |
| III.2. <i>Relations entre les teneurs et les quantités de sucres et la charge en fruits de la sous-charpentièrre à la récolte</i> | 34 |
| III.2.a. Teneurs en sucres et charge en fruits à différentes échelles de l'arbre et à différents stades phénologiques..... | 34 |
| III.2.b. Quantités de sucres et charge en fruits..... | 36 |
| III.3. <i>Relations entre les quantités de sucres et la charge en fruits avec la section de la sous-charpentièrre</i> | 37 |
| III.3.a. Relations entre la section de la sous-charpentièrre, la biomasse des compartiments et la charge en fruits de la sous-charpentièrre | 37 |
| III.3.b. Etude des relations entre les teneurs en sucres et les sections des sous-charpentières | 37 |
| III.3.c. Relations entre les quantités de sucres et les charges en fruits pondérées par la taille des sous-charpentières | 38 |
| III.4. <i>Bilan sur les relations entre les glucides et la charge en fruits de la sous-charpentièrre à la récolte</i> | 38 |
| IV. CONCLUSION ET PERSPECTIVES | 39 |
| BIBLIOGRAPHIE | 41 |
| ANNEXES..... | 44 |

Table des Illustrations

- Figure 1** : Répartition de la culture de la mangue dans le monde
- Figure 2** : Répartition de la culture de la mangue à la Réunion
- Figure 3** : Représentation du modèle architectural de Scaronne
- Figure 4** : Croissances monopodiale et sympodiale
- Figure 5** : Orientation et ramification des charpentières dans le manguier
- Figure 6** : Exemple du phénomène d'erratismes sur manguier
- Figure 7** : Cycle phénologique du manguier
- Figure 8** : Différentes variétés de mangues à la Réunion
- Figure 9** : La molécule de saccharose
- Figure 10** : Les molécules constituant l'amidon : l'amylose et l'amylopectine
- Figure 11** : Pluviométrie et températures moyennes aux abords de la parcelle d'essai
- Figure 12** : Niveau des réserves carbonées attendus au cours du cycle phénologique, par analogie à plusieurs autres cultures d'après Robert et Wolstenholme, 1992
- Figure 13** : Réalisation d'un prélèvement dans le tronc à la tarière de Pressler
- Figure 14** : Dénomination et positionnement dans l'arbre des différentes structures ligneuses échantillonnées
- Figure 15** : Dénomination et positionnement des structures terminales de l'arbre
- Figure 16** : Présentation des trois natures possibles d'UCn (Unités de croissance terminales) : végétative, florifère ou fructifère
- Figure 17** : Mini colonnes de charbon actif et de PVPP
- Figure 18** : Appareil HPAE-PAD, Dionex
- Figure 19** : Schéma du dosage spectrophotométrique
- Figure 20** : Distribution des différents sucres dans les compartiments ligneux et les feuilles chez le manguier à la fin de la récolte (campagne 4)
- Figure 21** : Teneurs moyennes en glucose et en fructose dans les différents compartiments ligneux et feuilles du manguier à la fin de la récolte (campagne 4)
- Figure 22** : Teneurs moyennes en saccharose dans les différents compartiments ligneux et feuilles du manguier à la fin de la récolte (campagne 4)
- Figure 23** : Teneurs moyennes en amidon dans les différents compartiments ligneux et feuilles du manguier à la fin de la récolte (campagne 4)
- Figure 24** : Distribution de la quantité totale d'amidon dans les structures ligneuses de l'arbre à la fin de la récolte, rapportées à la biomasse totale de l'arbre (plan B10)
- Figure 25** : Teneurs moyennes pour les différents sucres dans les UCn de différentes natures (végétative, florifère et fructifère) à la fin de la récolte
- Figure 26** : Teneurs moyennes en glucose, fructose, saccharose et amidon dans les différents compartiments du fruit mature (épiderme, pulpe, graine) à la fin de la récolte
- Figure 27** : Evolution des teneurs en amidon dans les compartiments ligneux âgés (du porte-greffe aux bois de niveau N2) du manguier
- Figure 28** : Evolution des teneurs en saccharose dans les compartiments ligneux âgés (du porte-greffe aux bois de niveau N2) du manguier

- Figure 29** : Evolution des teneurs en sucres dans les compartiments ligneux jeunes (bois de niveau N3 et les unités de croissance) du manguier
- Figure 30** : Evolution des teneurs de chacun des sucres dans les feuilles du manguier
- Figure 31** : Teneurs en sucres des UCn en fonction de leur nature végétative, florifère ou fructifère, au cours de la croissance des fruits et à la fin de la récolte
- Figure 32** : Evolution des teneurs des différents sucres au cours du développement de l'inflorescence du manguier du bourgeon jusqu'au fruit mature
- Figure 33** : Evolution des teneurs en sucres dans les différents compartiments du fruit au cours de sa croissance et jusqu'à la récolte la récolte
- Figure 34** : Quantités relatives des sucres totaux dans les différents compartiments du manguier au cours des quatre stades phénologiques étudiés
- Figure 35** : Quantités absolues de sucres totaux dans les différents compartiments du manguier au cours des quatre stades phénologiques étudiés
- Figure 36** : Relation entre la charge en fruits de chaque sous-charpentièrre à la récolte et la teneur en amidon dans les UCn correspondantes aux différents stades phénologiques étudiés
- Figure 37** : Relation entre la charge en fruits de chaque sous-charpentièrre à la récolte et la teneur en amidon dans les bois de niveau N2 correspondant aux différents stades phénologiques étudiés. Le stade pleine floraison (campagne 2) est détaillé sur un second graphique
- Figure 38** : Relation entre la charge en fruits à la récolte (campagne 4) dans les sous-charpentièrres et la quantité totale de saccharose présente dans ce compartiment à la floraison (campagne 2)
- Figure 39** : Relation entre la charge en fruits de la sous-charpentièrre à la récolte (campagne 4) et la quantité totale de glucose dans les UCn correspondantes au stade croissance des fruits (campagne 3)
- Figure 40** : Relation entre la quantité de fruit présente sur la sous-charpentièrre (kg MF) à la récolte et la section (cm²) de celle-ci
- Figure 41** : Relation entre la section de la sous-charpentièrre (cm²) et la teneur en glucose (mg/g MS) dans les bois de niveau 2 aux cours des différentes campagnes
- Figure 42** : Relation entre la section de la sous-charpentièrre (cm²) et la teneur en saccharose (mg/g MS) dans les bois de niveau 2 aux cours des différentes campagnes
- Figure 43** : Relation entre la section de la sous-charpentièrre (cm²) et la teneur en amidon (mg/g MS) dans les bois de niveau 2 aux cours des différentes campagnes
- Figure 44** : Relation entre la quantité totale de saccharose dans la sous-charpentièrre pondérée par sa section à la floraison et la charge en fruits portée par la sous-charpentièrre à la récolte pondérée par sa section
- Figure 45** : Relation au stade croissance des fruits entre la quantité de glucose dans les UCn pondérée par la section de la sous-charpentièrre correspondante et la charge en fruits portée par cette sous-charpentièrre pondérée par sa section
- Tableau 1** : Description des différentes campagnes d'échantillonnage et niveau de réserves carbonées attendues en fonction des stades phénologiques du manguier
- Tableau 2** : Quantités moyennes de sucre dans les inflorescences en élôngation et en pleine floraison présentes pour l'arbre entier
- Tableau 3** : Quantités moyennes de sucres dans les fruits au cours de leur croissance et à la fin de la récolte pour l'arbre entier

Table des sigles et abréviations

| | |
|-----------------|--|
| ATP | : Action Thématique Programmée |
| BID | : Bourgeon d'Inflorescence en Débourrement |
| C/N | : rapport Carbone/Azote |
| CEC | : Capacité d'Echange Cationique |
| CHAR | : CHARpentière |
| CIRAD | : Centre de Coopération International de Recherche Agronomique pour le Développement |
| Ecotrop | : Ecophysiologie des milieux tropicaux |
| ETP | : Evapotranspiration Potentielle |
| Flo | : florifère |
| FN3 | : feuille des branches de Niveau 3 |
| Fru | : fructifère |
| FUCn | : feuille de la dernière unité de croissance |
| FUCn-1 | : feuille de l'avant dernière unité de croissance |
| FV | : Flush Végétatif |
| G6PdH | : glucose-6-phosphate déshydrogénase |
| HPAE-PAD | : High Performance Anion Exchange Chromatography with Pulsed Amperometric Detection |
| IE | : inflorescence en élongation |
| Méq | : Milliéquivalent |
| MF | : Matière Fraîche |
| MS | : Matière Sèche |
| N1 | : branche de niveau 1 |
| N2 | : branche de niveau 2 |
| N3 | : branche de niveau 3 |
| NADPH | : Nicotinamide Adénine Dinucléotide Phosphate |
| PDG | : point de greffe |
| PF | : inflorescence en Pleine Floraison |
| PRG | : porte-greffe |
| PVPP | : Polyvinylpolypyrrolidone |
| RI | : Rachis d'Inflorescence |
| UC | : Unité de Croissance |
| UCn | : dernière unité de croissance |
| UCn-1 | : avant-dernière unité de croissance |
| Veg | : végétatif |

Introduction générale

La culture de la mangue occupe une place importante au niveau mondial, tant sur le plan alimentaire que culturel. Elle est présente sur les cinq continents et sa production atteint le cinquième rang mondial avec environ 30 millions de tonnes et plus de 87 pays producteurs. L'origine Indo-birmane du manguier expliquerait le fait que l'Inde soit le premier producteur mondial avec 10,5 millions de tonnes. L'importance de cette culture implique de nombreux échanges internationaux dont la valeur dépasse les 350 millions d'US \$ (Cirad, 2004).

Introduit à la Réunion en 1770 par Deguigne de la Bérangerie, le manguier est rapidement devenu une espèce fruitière de premier ordre. Il est présent dans de nombreuses cours créoles et sa culture connaît depuis quelques années un essor considérable.

Le CIRAD (Centre International de Recherche Agronomique pour le Développement), basé à Montpellier possède une antenne à la Réunion, où il développe actuellement des études physiologiques et écophysiologiques sur cette espèce. Le fonctionnement de l'arbre est prioritairement étudié en vue de créer un modèle de fonctionnement du manguier afin de proposer des techniques plus adaptées à la gestion du verger. C'est dans le but d'approfondir ces recherches, principalement sur les relations entre le carbone et la floraison/fructification, que cette plante a intégré, en 2002, l'ATP (Action Thématique Programmée) intitulée : « les réserves carbonées chez le cocotier, le palmier à huile, l'hévéa et le manguier : origines, dynamiques et conséquences pour la gestion des plantations ». L'objectif général de cette ATP est d'analyser les formes, les compartiments et les dynamiques des sucres de réserves pour les différentes espèces étudiées afin de pouvoir proposer, à terme, des modèles de fonctionnement et de prédiction du rendement.

L'Ile de la Réunion a une surface agricole utile de 48 000 ha dont plus de 350 hectares sont consacrés à la culture du manguier. Il est la troisième espèce fruitière arboricole la plus plantée après les agrumes et le litchi (Suad, 2002). Sa production se situe principalement dans l'ouest de l'île sur la côte nommée « sous le vent ». La production actuelle de 3 500 tonnes par an permet d'approvisionner principalement le marché local. L'étude portera sur la variété Cogshall, très populaire car présentant plusieurs intérêts agronomiques (récolte avant la période des cyclones, résistance à la bactériose...)

Malgré son importante présence géographique, plusieurs complications apparaissent rendant la culture du manguier difficile : productivité faible, production irrégulière due au phénomène d'alternance, problèmes phytosanitaires, forte chute des fleurs et des fruits... par ailleurs la physiologie de l'arbre est actuellement peu connue. Cependant, l'instabilité du rendement observée chez le manguier peut être mise en parallèle avec des travaux réalisés sur des arbres fruitiers tempérés. Ils montrent l'importance des réserves carbonées sur la production, le métabolisme, la croissance de la plante et sa résistance au stress. Mais peu de ces études se sont portées sur les espèces tropicales. Par ailleurs, elles négligent souvent l'analyse de la mise en réserve et de la mobilisation des sucres en relation avec le développement végétatif et reproducteur de l'arbre.

L'objectif de ce stage est d'appréhender la gestion des réserves carbonées de l'arbre tant sur le plan spatial que temporel et de préciser si des relations apparaissent entre les réserves carbonées et la charge en fruit présente sur l'arbre. Cette cartographie permettra à terme, de créer un modèle de gestion de ces ressources mais aussi de proposer de nouvelles techniques de conduite du verger.

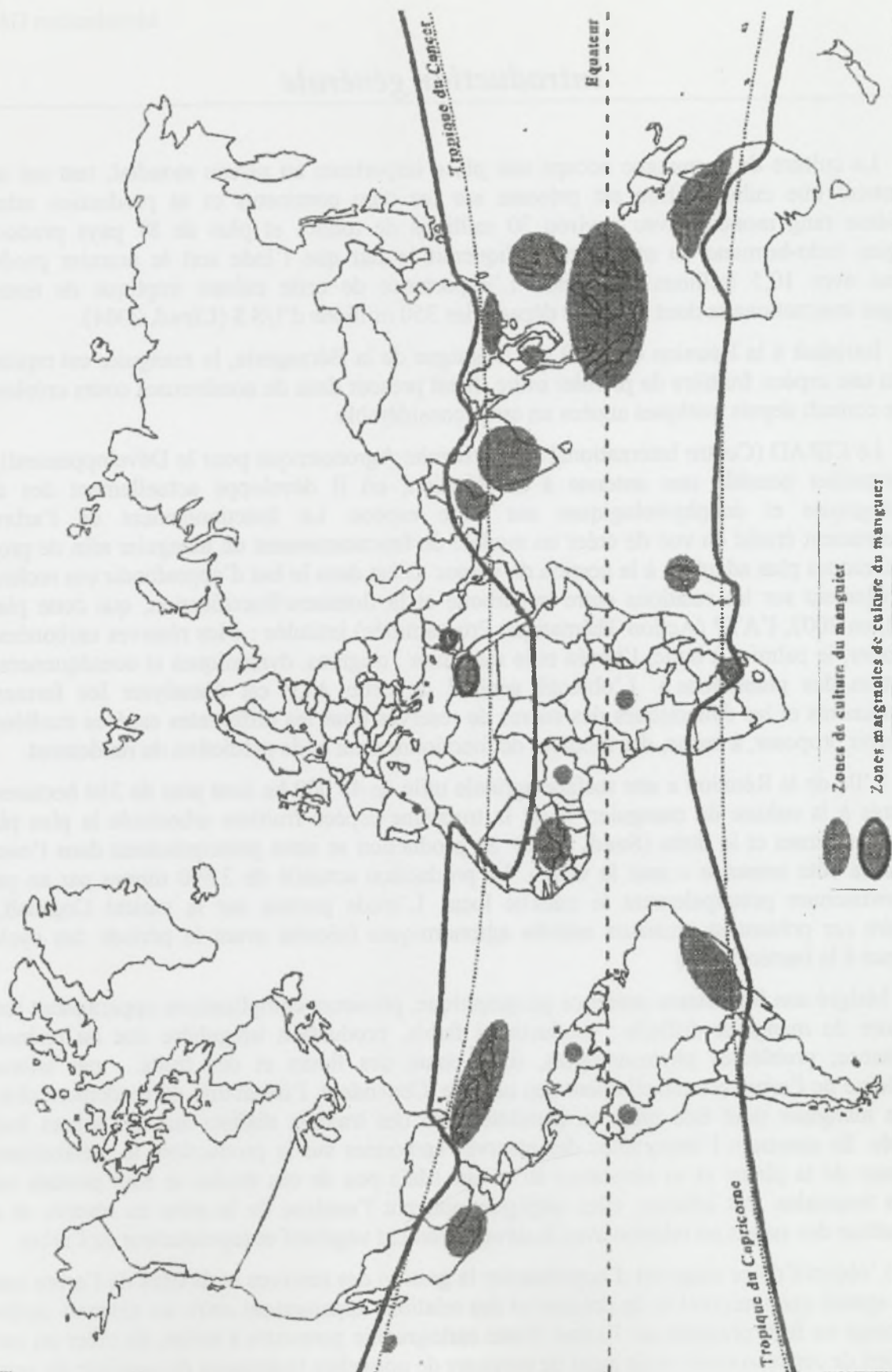


Figure 1 : Répartition de la culture de la mangue dans le monde

(Source : Mukherjee, 1997)

I^{ère} Partie : Contexte scientifique et problématique

L'objectif de ce chapitre est de fournir les éléments nécessaires à la compréhension du fonctionnement de l'arbre afin de mieux cerner les choix ayant été faits dans le cadre du projet. Nous donnerons tout d'abord des informations sur l'arbre, son origine, ses besoins agro-climatiques, son architecture et son mode de développement. Puis nous préciserons quelques points sur l'importance et la gestion des réserves carbonées chez le manguiier.

I. Présentation de l'arbre et ses caractéristiques

I.1. Historique, origine et classification

Originaire de la partie nord-est de la région indo-birmane, le manguiier est cultivé depuis plus de 4 000 ans. Il a été disséminé au cours des grandes vagues de colonisation par les navigateurs et grâce aux échanges internationaux. Ainsi, il est essentiellement présent dans la ceinture inter-tropicale dans une centaine de pays répartis sur les cinq continents. (Cf. Figure 1)

Le genre *Mangifera* appartient à la classe des Dicotylédones, sous-classe des Archichlamydées, ordre des sapindales, sous-ordre des Anacardiinées, famille des Anacardiaceae. Cette famille comprend environ 800 espèces regroupées dans 73 genres botaniques. Certaines sont uniquement ornementales, d'autres ont une importance économique soit pour leur fruit comestible (manguiier, anacardier, pistachier...), soit pour leur bois (*Anacardium*, *Schinus*...), soit pour leur teneur en tanins (*Rhus*, *Cotinus*...) ou encore pour leur richesse en térébenthine (*Pistacia terebenthus*).

Pour l'espèce *Mangifera indica*, les nombreux cultivars sont séparés en deux groupes distincts basés sur leur mode de reproduction et leur centre de diversité :

- Les variétés monoembryonnées, d'origine subtropicale (zones fraîches et sèches de l'Inde). Elles se reconnaissent à leurs fruits ronds et colorés. Elles ont la caractéristique d'être sensibles à l'humidité ainsi qu'à l'anthracnose. Ces cultivars, dont le seul embryon est zygotique, permettent de faire aisément des croisements. Cependant, ces cultivars peuvent produire sur quelques années des rendements plus importants que les cultivars polyembryonnés. (Nakasone et Paull, 1998).

- Les variétés polyembryonnées, d'origine tropicale, (appartenant au groupe Indo-chinois du sud-est de l'Asie, comme les Philippines). Le fruit est typiquement plus allongé et de couleur rouge. Ces variétés se caractérisent par une tolérance à une forte humidité et par leur résistance à l'anthracnose. Le passage à la polyembryonie aurait permis à l'arbre de survivre dans des régions aux conditions plus difficiles que leur site d'origine. En effet, en général, un seul embryon est zygotique, les autres sont nucellaires, assurant une duplication identique de l'individu. La polyembryonie est agamospermiq¹ue incomplète² se définissant par la présence, dans une seule graine, d'un ou plusieurs embryons agamospermiq¹ues. Ces variétés sont souvent utilisées comme porte-greffe car elles sont homogènes. Globalement, ces cultivars permettent une meilleure nouaison, car les embryons apomictiques peuvent prendre les fonctions des embryons zygotiques et permettre ainsi un développement normal du fruit.

¹ **Agamospermie** : modalité particulière de l'apomixie ; mode de reproduction autre que la reproduction sexuée pour des végétaux morphologiquement aptes à la reproduction sexuée, formant des graines normalement constituées mais dont les embryons ne sont pas issus du développement d'un zygote (ne résultent pas de la fécondation). Ce type de parthénogénèse, assez fréquent chez un certain nombre de végétaux supérieurs entraîne la perpétuation et la multiplication de certains génotypes.

² **Polyembryonie agamospermiq¹ue incomplète** : formation de plusieurs embryons dont un est zygotique et les autres sont nucellaires.

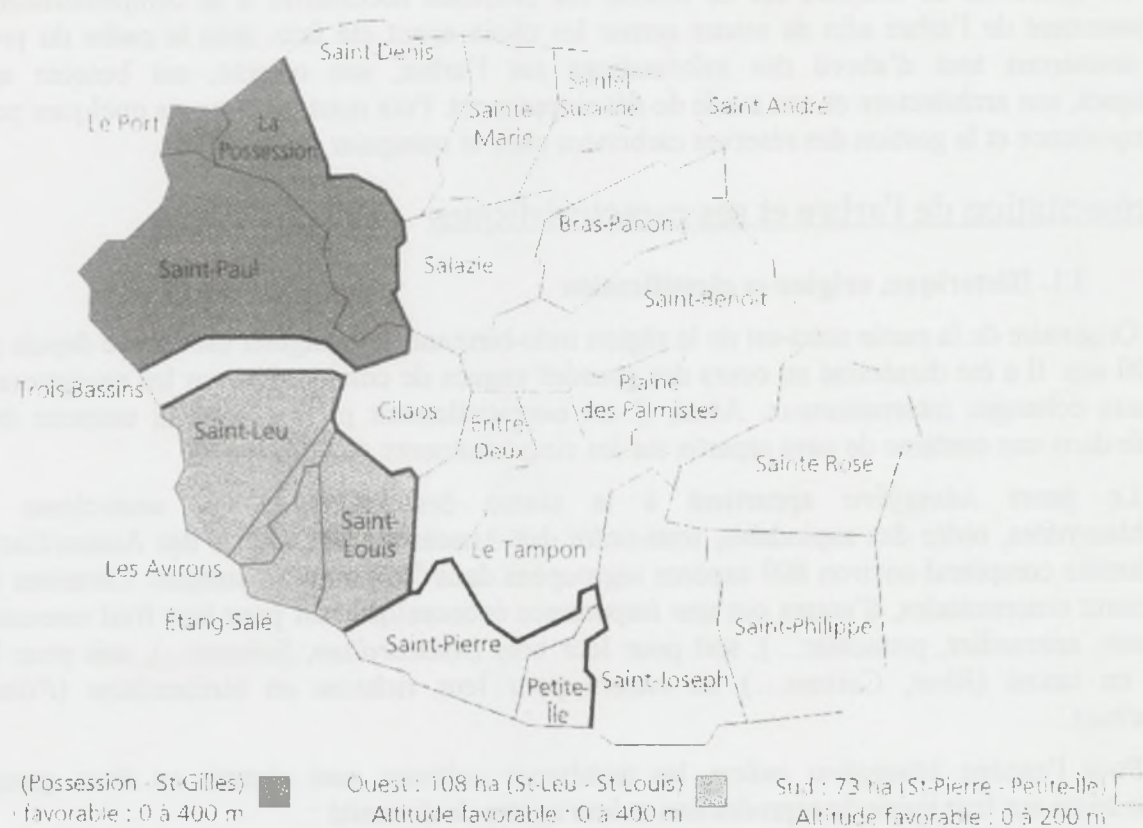


Figure 2 : Répartition de la culture de la mangue à la Réunion

Les productions de cours ne sont pas prises en compte.

(Source : Chambre d'Agriculture de la Réunion, 2002).

I.2. Exigences agro-climatiques

Le manguiier est un arbre fruitier de zone tropicale non gélive présentant une alternance marquée de saisons sèches et humides. Une période de sécheresse et une diminution des températures de deux à trois mois provoque l'entrée en dormance des bourgeons et favorise l'induction florale entraînant une meilleure production de fleurs. Le manguiier nécessite un minimum de 700 mm d'eau bien répartis sur l'année mais au delà de 1 500 mm d'eau, les attaques parasitaires deviennent quasiment inévitables et insurmontables.

En période de floraison les températures doivent être supérieures à 15°C pour permettre une bonne germination du pollen. A la Réunion, cette condition explique la très faible productivité des manguiiers plantés à des altitudes supérieures à 400 m où la température à la floraison est souvent inférieure à 15°C.

L'arbre peut se développer sur des sols très divers, ayant un pH compris entre 5.5 et 7. Il supporte la plupart des types de sols à condition qu'ils soient bien drainés et profonds afin d'y installer ses racines pivotantes. Par contre, il n'aime pas l'eau stagnante.

Le climat présent à la Réunion explique l'implantation et le développement possible de l'arbre dans de bonnes conditions ; une période chaude et humide de novembre à avril et une saison plus fraîche et sèche de mai à octobre. Les vergers sont répartis principalement sur la côte ouest de l'île, c'est une zone plus sèche car davantage protégée des alizés humides et située entre 0 et 400 mètres d'altitude. (Cf. Figure 2)

I.3. Caractéristiques architecturales de l'arbre

Le manguiier est caractérisé par un port érigé, plus ou moins étalé de 9 à 30 mètres de haut. L'étude de l'architecture de l'arbre est intéressante car elle intègre simultanément le développement des différents organes et leur interaction avec la floraison et la fructification.

I.3.a. Le développement de l'arbre

Le manguiier est conforme au modèle architectural de Scarrone (Cf. Figure 3) et fait partie des arbres ramifiés à axes végétatifs différenciés. Le manguiier est caractérisé par une croissance combinant le sympode et le monopode (Cf. Figure 4). Le tronc est un monopode orthotrope à croissance continue qui porte des étages de branches orthotropes sympodiales à sexualité terminale. Le système monopodial présente une croissance quasiment indéfinie, laissant le développement de chacun des axes libres. Par opposition au mode de croissance sympodial, qui se caractérise par une croissance définie à plus ou moins court terme de chacun de ses méristèmes dont l'arrêt est marqué par la mort, la parenchymatisation ou encore la transformation en structure reproductrice.

L'architecture du manguiier se caractérise par un tronc principal droit et relativement court portant des branches de taille importante : les charpentières, bien distribuées autour de l'arbre. Ces charpentières suivent de leur côté différentes ramifications dont la première permet la création de sous-charpentières. L'orientation des charpentières et leur insertion au niveau du tronc permettent à l'arbre d'avoir une bonne accessibilité à la lumière, les charpentières orientées au nord ayant en général un meilleur ensoleillement que celles exposées au sud. Les tailles de formation puis d'entretien permettent une bonne pénétration de la lumière dans la canopée et peu de branches basses gênantes ; ce sont les seules tailles que nécessite le manguiier. (Cf. Figure 5)

I.3.b. Notion d'erratismisme

Scarrone (1969) dans ses études sur le rythme de croissance du manguiier définit l'erratismisme comme étant l'existence très courante sur les arbres en Afrique Tropicale, de croissances rythmiques réparties au cours de l'année, selon les rameaux, les individus d'une même espèce ou de différentes espèces.

En effet, il est fréquent de constater au sein d'un même arbre des stades phénologiques totalement différents d'une charpentière voire d'une sous-charpentière à l'autre. En effet, on peut

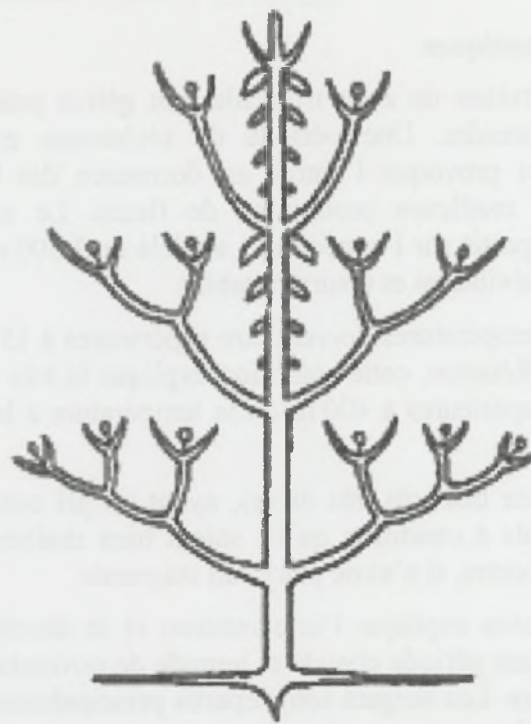


Figure 3 : Représentation du modèle architectural de Scaronne

Source : <http://ecofog.cirad.fr>

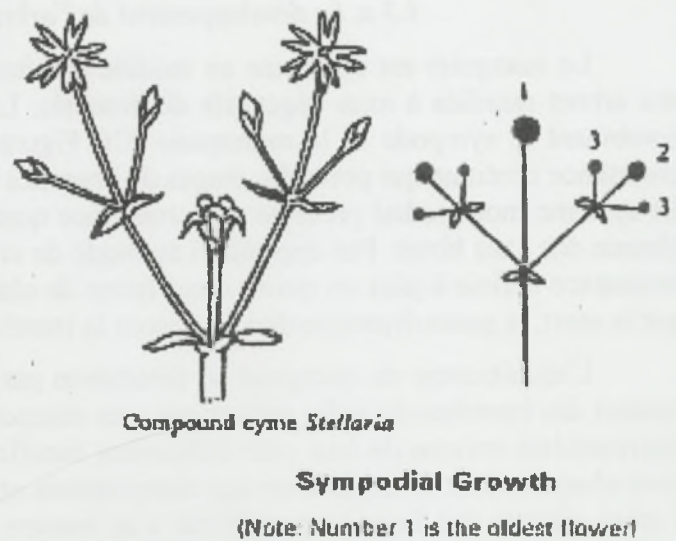
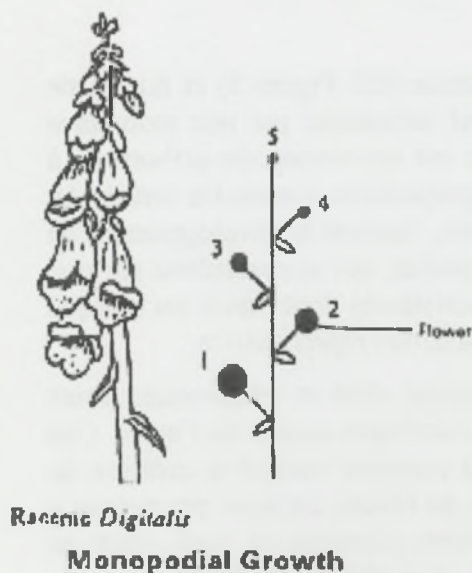


Figure 4 : Croissances monopodiale et sympodiale

Source : <http://www.nccpg.com>

ainsi distinguer des zones en pleine croissance végétative alors que d'autres sont complètement en repos ou en pleine floraison.

Ce phénomène s'observe également et de façon plus ou moins marquée à l'échelle du verger. Il y a sans cesse des bourgeons au repos alors que d'autres débourent ou sont en pleine croissance. (Cf. Figure 6). L'erratisme est plus marqué chez l'adulte que chez le jeune plant, il est lié à l'âge et s'accroît avec le vieillissement conférant aux charpentières une indépendance croissante.

D'après Scarrone, l'avance prise par certains rameaux, certaines branches ou certains individus (dans le cas d'un verger) n'est que provisoire et sera rattrapée lors de la prochaine poussée végétative. Pour le manguier, il n'y a pas de lacune dans la frondaison et il n'y a pas non plus de hiérarchie durable entre les rameaux. On peut alors penser que chaque branche fonctionne de façon autonome du moins en ce qui concerne le développement phénologique. L'étude des réserves carbonées pourrait être un indicateur des événements intervenant dans ce phénomène d'erratisme.

Maintenant, on parle plutôt d'asynchronisme de croissance végétative ou de floraison. Les travaux de **Magne (2004)** ont montré que la charge en fruits du plant et la nature de l'unité de croissance terminale (végétative, florifère ou fructifère) expliquent en grande partie l'asynchronisme de croissance végétative au cycle suivant (**Magne, 2004**).

1.3.c. Notion d'alternance

Le manguier est un arbre alternant. Il a la particularité de produire peu et de façon très irrégulière. Une forte récolte (année « on ») sur un arbre est généralement suivie par une année peu productive (année « off »). Ce phénomène est dépendant du cultivar et est atténué avec certaines techniques culturales comme la taille (**Damour, 2003**). Cependant, certains facteurs environnementaux comme le climat du lieu de production interviennent dans la capacité de production d'un manguier, par exemple la qualité et la taille de ses fruits varient avec la date et le lieu de production.

Les faibles rendements peuvent être dus à une insuffisance de bourgeons floraux ou à une chute de fruits trop importante mais dans tous les cas il doit y avoir un lien fort entre la croissance végétative et reproductrice (**Scholefield et al., 1986**).

I.4. Cycle phénologique

Le cycle de développement du manguier à la Réunion est fortement influencé par le climat. La baisse des températures ou encore le changement dans le régime des précipitations sont corrélés de façon significative avec les différentes phases du cycle de l'arbre. (Cf. Figure 7)

On peut distinguer cinq stades particuliers dans le cycle de développement du manguier (ce sont ces stades repères qui ont été choisis pour les différentes campagnes d'échantillonnages du projet) :

- La croissance végétative
- Le repos avant la floraison
- La floraison
- La croissance des fruits (de la nouaison à la récolte)
- La récolte
- La croissance végétative



Figure 5 : Orientation et ramification des charpentières dans le manguier

Plan B 10 de l'expérimentation

(Photo de Frédéric Normand, avril 2003)

1.4.a. La croissance végétative

La croissance du manguier est discontinue, chaque phase de croissance est séparée de la suivante par une phase de dormance d'environ trois à quatre semaines. La durée de ces périodes de dormances augmente avec l'âge de l'arbre. Le manguier connaît une croissance rythmique sous forme d'une succession de flushs de croissance.

La croissance végétative permet le développement de jeunes pousses ne portant que des feuilles. Ces plus jeunes pousses situées aux extrémités des branches de l'arbre sont appelées unités de croissance terminales. Elles sont produites par les bourgeons apicaux si ceux-ci n'ont pas porté de fleurs lors de la floraison précédente. Dans le cas contraire, ce sont les bourgeons axillaires qui prennent le relais.

Le développement de pousses végétatives depuis l'initiation jusqu'à l'élongation complète prend 3 à 6 semaines en fonction du cultivar et des conditions climatiques. Pendant cette période, l'apex produit 10 à 20 nouvelles feuilles avant de retourner à un stade de repos. Ces épisodes rythmiques de croissance sont enregistrés sur chaque branche. En moyenne, quatre flushs de croissance végétative ont lieu chaque année mais toutes les pousses ne produisent pas de flushs à chaque fois.

Ces poussées végétatives rythmiques ou flushs permettent le renouvellement des feuilles. On distingue alors l'âge des feuilles par leur couleur jaune-rouge pour les plus jeunes puis vert pâle et enfin vert foncé à l'âge adulte.

Le nombre de flushs est très dépendant de l'hygrométrie. Par ailleurs, un effet direct de la température sur la croissance végétative est observé par **Whiley et al. (1989)**. La température influencerait les quantités de matière sèche ainsi que le nombre d'unités de croissance terminales produites. Le zéro végétatif a été déterminé à 15°C sur dix cultivars (**Whiley et al., 1989**)

Par ailleurs, l'activité végétative est très variable d'une année sur l'autre et semble en interaction forte avec le développement reproducteur. Un effet des flushs sur la floraison puis sur la fructification au cycle suivant est montré par **Scholefield et al. (1986)**. D'autre part, une relation positive existe entre le comportement fructifère de l'arbre une année donnée et la croissance végétative qui suit (**Chacko, 1986 ; Pandey, 1998**)

1.4.b. La phase de repos

La phase de repos avant floraison est un arrêt de la croissance pendant une assez longue durée, environ trois à quatre mois ; cela correspond à un stade de quiescence qui est nécessaire à l'induction florale. Ce stade se déroule au cours de l'hiver austral, sec et frais. L'induction florale a lieu au moment de la reprise de la croissance des bourgeons. Si les bourgeons sont induits à fleur, ils donneront une inflorescence. La floraison apparaît donc en fin d'hiver austral après un long arrêt de croissance. L'induction florale est fortement liée aux températures fraîches de l'hiver austral ainsi qu'à une accumulation de carbone dans la plante.

Plusieurs hypothèses existent sur le déterminisme de la floraison du manguier ; certaines études montrent la nécessité de températures basses, l'induction ne pourrait pas se faire en présence de températures journalières supérieures à 15°C (**Whiley et al., 1989 ; Scholefield et al., 1986**). D'autres études mettraient en avant le besoin d'un stress hydrique. Celui-ci diminuerait la production de jeunes feuilles et augmenterait ainsi le nombre de feuilles inductives (**Núñez-Elisea et Davenport, 1994**). Une combinaison de différents facteurs externes semble nécessaire pour aider à l'induction florale.

La phase de repos est précédée par une phase de croissance végétative et suivie par une phase de croissance reproductrice.



Figure 6 : Exemple du phénomène d'erratisme sur manguier

Saint Paul, La Réunion, août 2001

La moitié de l'arbre est en pleine floraison alors que l'autre est en croissance végétative

(Photo de Magalie Jannoyer, août 2001)

I.4.c. La floraison

Les bourgeons à bois ne produisent que la pousse feuillée qui assure la croissance végétative de l'arbre. Cependant, à la faveur de conditions climatiques particulières (sécheresse, froid de l'hiver austral...), ils peuvent devenir beaucoup plus protubérants pour donner naissance aux bourgeons floraux : c'est la différenciation florale. Les inflorescences ou panicules issues de ces bourgeons produisent une multitude de fleurs (2000 en moyenne). La majorité des fleurs ne portent que les organes reproducteurs mâles, seulement 1 à 30 % des fleurs produites sont hermaphrodites, ce sont elles qui porteront les fruits. Le développement du fruit ne pourra toutefois se faire que si les conditions sont réunies : bonne conformation de l'ovaire, températures supérieures à 15°C au moment de la pollinisation, disponibilité en carbone suffisante pour permettre la croissance du fruit...

Les bourgeons des unités de croissance terminales, donnant les inflorescences évoluent de façons indépendantes. Différents événements peuvent survenir suite au développement du bourgeon :

- il n'y a pas de débourrement, l'unité de croissance reste végétative
- une pousse végétative apparaît
- une inflorescence se développe, fleurit mais ne donne pas de fruits, elle reste seulement florifère
- une inflorescence se développe et donne des fruits, elle devient fructifère.

À la Réunion, la floraison est constituée de deux pousses florifères, apparaissant à un mois et demi d'intervalle (la première en août et la seconde fin septembre) (**Pardessus, 2002**). Certains arbres fleurissent principalement à la première floraison, certains à la seconde et d'autres présentent les deux floraisons de façon équilibrée.

I.4.d. La croissance des fruits

Malgré le grand nombre de fleurs produites par l'arbre, le taux de nouaison reste très faible. La pollinisation devient une contrainte majeure et limitante du rendement. D'un autre côté, pour certaines variétés, le taux de nouaison peut être élevé mais l'arbre n'est ensuite pas capable de porter à maturité plus de 5 % des fruits. Il semblerait que le nombre de fruits présents aux premiers stades de développement des fruits affecte ensuite la taille de ceux-ci. En d'autres termes, plus il y a de fruits en excès pour être porté à maturité qui tombent de l'arbre en novembre, plus les fruits seront petits et le rendement faible (**Davie et Stassen, 1997**). Il est montré dans une autre étude (**Fivaz et Stassen, 1997**) que le poids du fruit est fortement augmenté si la nombre de fruits sur l'arbre est diminué. Par ailleurs, il existe des relations négatives marquées entre le rapport feuilles/fruits et le poids du fruit à maturité. **Léchaudel et al. (2005)** montrent que l'augmentation du nombre de feuilles par fruits augmente le taux de croissance et la taille finale à la récolte du fruit. Ces observations laissent à penser que la croissance du fruit est fortement liée au carbone et à l'eau présents dans la plante. Le métabolisme du carbone joue un rôle important au cours du développement du fruit (**Léchaudel et al. 2005 ; Oosthuyse, 2000**), le glucose et le fructose jouent le rôle de combustible pour la respiration et la croissance du fruit. D'un autre côté, l'irrigation et donc la disponibilité en eau semblent fortement affecter la matière sèche totale présente dans la pulpe du fruit (**Léchaudel, 2004**)

Le développement du fruit peut prendre de quatre à cinq mois. Plusieurs problèmes sont rencontrés, conduisant à un faible rendement, en particulier la formation d'un faible nombre de fruits et de fortes chutes de fruits à la fois dans les premiers stades de développement et jusqu'à la moitié de la taille finale.

Des études ont mis en évidence une régulation de la charge en fruit par une balance entre promoteurs et inhibiteurs de croissance et par le statut carboné de l'arbre. (**Bower et al., 1990**)

(a) jeune pousse végétative ; (b) pousse végétative de 6 semaines ; (c) bourgeon floral avant debourrement ; (d) jeune inflorescence ; (e) inflorescence en pleine floraison ; (f) début de la nouaison ; (g) croissance de fruits ; (h) fin de croissance des fruits ; (i) fruit mature prêt à être récolté

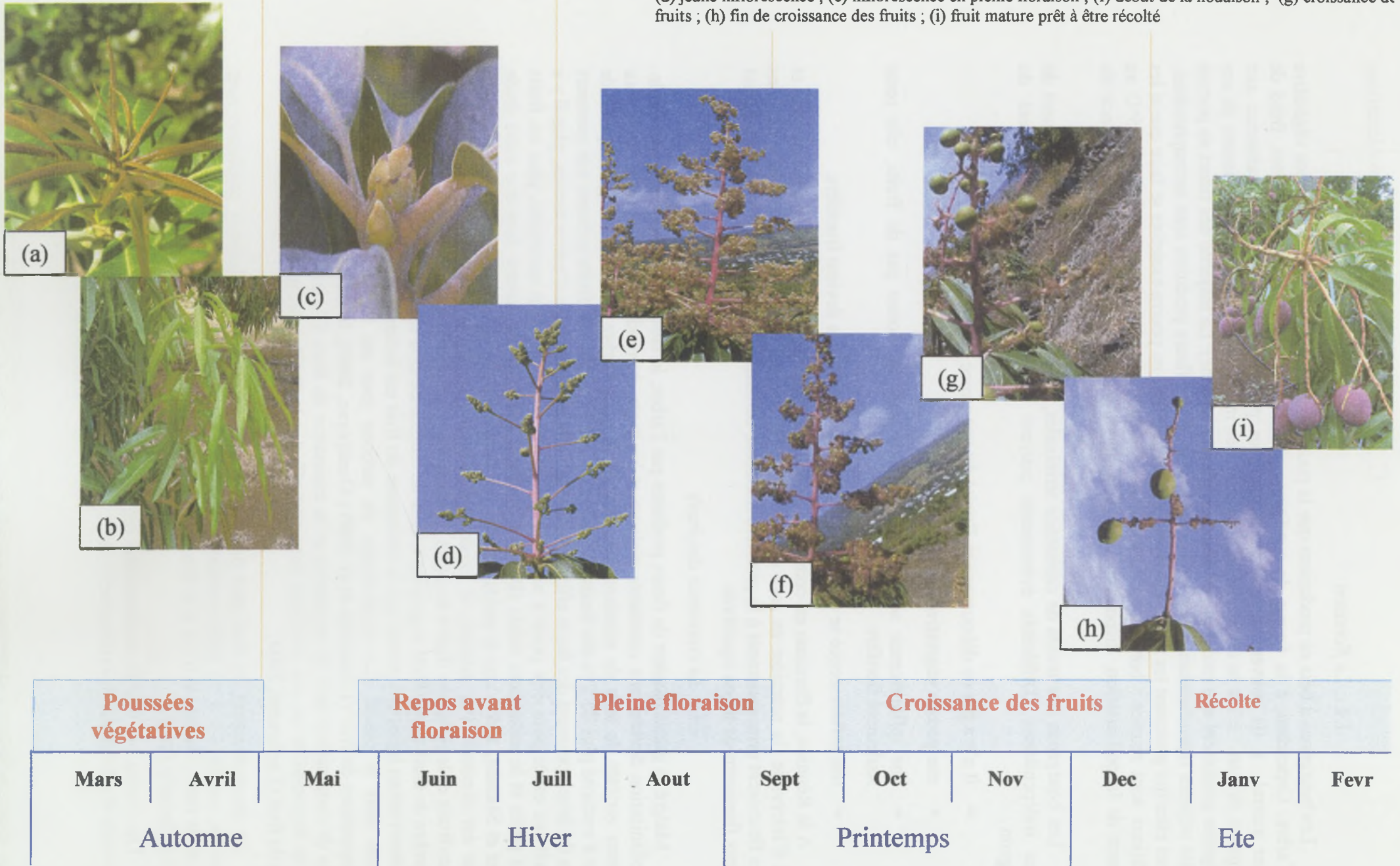


Figure 7 : Cycle phénologique du manguiier

(Photos de Frédéric Normand, 2003 ; Réalisation Sandrine Legros, juillet 2005)

Wagle en 1928, donne quelques chiffres illustrant les problèmes précédemment cités pouvant conduire à un faible rendement, sur le cultivar Kensington Pride. Il a estimé à 99 % le nombre de fleurs hermaphrodites tombant avant la maturité des fruits dans les proportions suivantes :

- ◆ 38,4 % avant fertilisation
- ◆ 56,4 % après fécondation
- ◆ 3,6 % au début de la formation des fruits
- ◆ 1,6 % avant le stade de récolte point jaune.

1.4.e. La récolte

A la Réunion, la récolte débute environ 120 jours après la floraison, c'est-à-dire entre décembre et janvier. Cela peut varier en fonction du climat, de l'altitude ou encore de la variété.

Le fruit du manguier est une large drupe de taille variable dont le poids peut varier de quelques dizaines de grammes à plus d'un kilo. C'est un fruit charnu et de forme aplatie, arrondie ou allongée. Il est chargé en chlorophylle, anthocyanes, carotènes et xanthophylles. Par ailleurs, la couleur du fruit à la maturité dépend fortement du génotype. Par exemple, les fruits de « José » sont plutôt jaune-vert, alors que les fruits de « Cogshall » sont jaune-vert-rouges. La mangue est un fruit climactérique (la maturité se poursuit après la récolte), il faut donc veiller à le récolter au bon moment.



Figure 8 : Différentes variétés de mangues à la Réunion

II. Les réserves carbonées dans les plantes

II.1. Origine et nature des sucres dans la plante

La plus grande partie des composés organiques de la plante est constituée par les glucides. Ce groupe comprend les sucres simples (les oses ou monosaccharides) et leurs dérivés et des composés formés d'assemblages macromoléculaires (les holosides).

La production de glucides dans les plantes se réalise grâce à la photosynthèse au niveau des feuilles. Le CO₂ absorbé par les feuilles est transformé dans sa phase finale en glucides lors du cycle de Calvin. Il se forme tout d'abord des hexoses qui seront ensuite métabolisés sous diverses formes selon leur rôle et leur affectation. Ils sont à l'origine de la synthèse des éléments de construction et de soutien de la cellule végétale. Ils pourront également être transportés sous forme de saccharose, transformés en amidon pour assurer leur stockage, ou encore être catabolisés pour fournir de l'énergie.

Ainsi, les glucides non structuraux sont des piliers importants pour la vie des arbres. Au cours de leur croissance et de leur développement, les arbres montrent un système complexe de gestion du carbone entre répartition et allocation. C'est pourquoi il est nécessaire de comprendre les mécanismes impliqués dans la régulation de la photosynthèse, le métabolisme des sucres et leurs allocations.

Les sucres solubles dominants au sein de l'arbre sont le glucose, le fructose et le saccharose alors que le sucre de réserve le plus courant est l'amidon.

Le saccharose est un produit important de la photosynthèse, c'est le principal constituant de la sève élaborée. Il représente la forme de transport de tous les glucides dans les plantes supérieures vers les organes demandeurs et il constitue également un réservoir biologique important pour le glucose et le fructose. Ces deux hexoses fournissent à de nombreux organismes l'énergie indispensable à leur biosynthèse. Les propriétés de la molécule de saccharose, dérivé analogue du

glucose rapidement utilisable par la cellule tout en étant un dimère donc moins réactif que les hexoses correspondants, lui permettent de la protéger jusqu'à son lieu d'utilisation (**Richter, 1993**).

Le saccharose est le résultat de la condensation d'une molécule de glucose et de fructose. Il est synthétisé dans la cellule à partir du glucose-1-phosphate et du fructose-6-phosphate en présence d'uridine triphosphate et de plusieurs enzymes (UDPG phosphorylase, saccharose phosphate synthase et phosphatase).

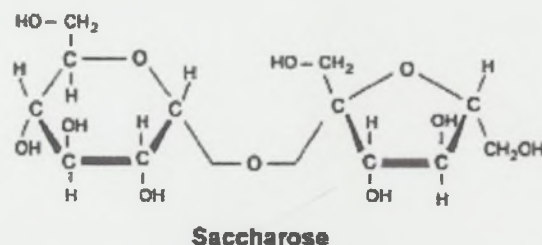


Figure 9 : La molécule de saccharose

Par ailleurs, le plus important polyholoside de réserve du monde végétal est l'amidon. Il est synthétisé dans les chloroplastes des cellules photosynthétiquement actives mais également dans les amyloplastes des cellules de réserve. Dans la plupart des cas, l'amidon est formé de deux types de polymères de glucose : l'amylose et l'amylopectine. L'amylose représente 15 à 30% de la masse de l'amidon ; C'est un polymère linéaire de résidus de glucose liés par une liaison α -(1,4)-D-glucosidique. L'amylopectine quant à elle, représente 70 à 85% de la masse de l'amidon. Elle diffère de l'amylose par des ramifications en α -(1,6) entre les chaînes α -(1,4)-D-glucose.

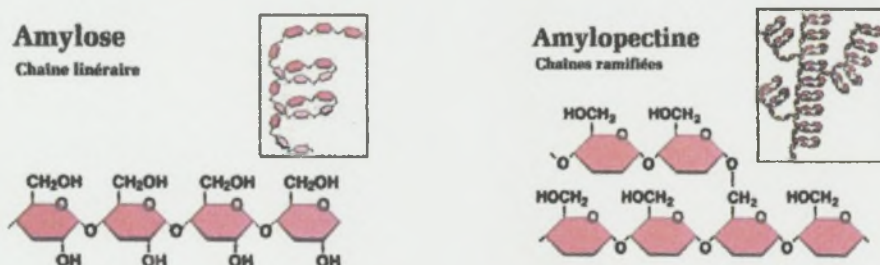


Figure 10 : Les molécules constituant l'amidon : l'amylose et l'amylopectine

II.2. Localisation des sucres dans la plante

La plupart des sucres importés par les tissus méristématiques sont utilisés pour le métabolisme et la croissance. Cependant quelques organes tels les fruits sont des puits irréversibles qui stockent du carbone tout au long de leur croissance alors que d'autres tels les racines ou les tiges, sont des puits réversibles depuis lesquels le carbone peut être remobilisé à différents moments. (**Kozlowski, 1992**)

Les sucres de réserve en tant que tels, correspondent à ceux stockés dans certains organes qui peuvent ensuite être utilisés et mobilisés pour permettre la biosynthèse d'autres molécules par des réactions du métabolisme et la croissance de la plante.

Les flux de carbone au sein de l'arbre se réalisent des organes sources, (organes photosynthétiquement actifs) producteurs d'assimilats, vers les organes puits (organes non photosynthétiques) utilisateurs de sucres. (**Davie et al, 2000**). Mais les sucres peuvent aussi être mobilisés à partir des organes de réserve vers les lieux d'utilisation, on parle alors d'allocation des ressources. Le transport du carbone des organes sources vers les organes puits se fait

majoritairement à l'aide du saccharose. Il correspond à plus de 95 % des sucres transportés (Kozlowski, 1992).

Par ailleurs, la disponibilité des assimilats mobiles pour un organe puits spécifique est souvent déterminée par la compétition entre les organes puits les plus proches. La force du puits est définie par la capacité d'un organe à importer les assimilats vers lui. Cependant, la force du puits peut être affectée par la disponibilité des assimilats mais aussi par la proximité de la source. Le point critique étant la capacité du puits à recevoir ou attirer les assimilats. (Ho, 1988).

Au cours de leur croissance, la structure des arbres ainsi que la répartition du carbone en leur sein se complexifie. Par ailleurs, il existe des différences de répartition et d'allocation du carbone entre les arbres à feuilles caduques et ceux à feuilles persistantes. Par exemple, les arbres à feuilles caduques produisent de nouvelles feuilles au printemps à faible coût en carbone par unité de surface foliaire mais à un coût élevé en réserves carbonées. Par comparaison, le coût en carbone issu de la photosynthèse pour les feuilles persistantes est relativement élevé (Kozlowski, 1992).

Chez de nombreux arbres, la respiration consomme de 30 à plus de 60 % de la production journalière de carbone. Cette utilisation est particulièrement élevée chez les arbres tropicaux et peut atteindre jusqu'à 65 % du carbone assimilé. Les sucres de réserve peuvent servir pour maintenir la respiration de certaines cellules lorsque la photosynthèse est trop faible ou stoppée.

Par ailleurs, la capacité photosynthétique de l'arbre contrôle le stock de glucides entre l'accumulation et l'utilisation des assimilats par la respiration, qui fournit l'énergie pour le développement morphologique de l'arbre. Par ailleurs, le surplus de glucides est mis en réserve le plus couramment sous forme d'amidon. (Davie et al, 2000)

Les sucres de réserve jouent un rôle important dans le métabolisme, la croissance, la résistance au froid, la défense, le retardement ou la prévention de la mort de certains organes. L'accumulation des sucres de réserve est particulièrement sensible au stress d'arrière saison et aux pratiques culturales. Par conséquent, une diminution de la mise en réserve par une gestion inappropriée des arbres peut fortement influencer leur métabolisme et leur croissance les années suivantes.

La forme annuelle d'accumulation des sucres varie entre les espèces et les génotypes en accord avec leurs caractéristiques de croissance (Kozlowski, 1992), les périodes d'accumulation des réserves varient en fonction de la plante, de la variété mais aussi de sa localisation et ses caractéristiques de croissance.

D'autre part, la mise en réserve peut facilement être influencée par certains facteurs environnementaux tel l'alimentation hydrique, la température, la disponibilité de la lumière. Ces éléments peuvent affecter l'allocation du carbone entre les divers organes de la plante. (Kozlowski, 1992)

II.3. Rôle des sucres en liaison avec le cycle phénologique

L'allocation du carbone dans les plantes change au cours de la saison. Par exemple, dans la majorité des plantes herbacées pérennes, il y a de nombreux changements dans la biomasse souterraine à la fin de la période de croissance, reflétant l'accumulation de carbone dans les organes de réserve (Lapointe, 1998).

Par ailleurs, plusieurs événements intervenant au cours du développement phénologique de l'arbre sont susceptibles de jouer un rôle important sur les différents sucres présents dans l'arbre. Par exemple, Stassen et al. (2000) ont montré que l'accumulation et l'utilisation de l'amidon chez le manguier sont des processus saisonniers. Les réserves carbonées des branches des arbres tempérés diminuent fortement pendant la phase de croissance du début de l'été, atteignent un minimum durant l'été puis augmentent jusqu'à un maximum en automne pour décliner lentement pendant l'hiver (Kozlowski, 1992). Les arbres tempérés montrent au moins deux périodes annuelles de maxima et minima au niveau des réserves en amidon. La diminution ou l'augmentation des

réserve intervient à différentes périodes critiques comme la floraison, la nouaison ou encore la croissance végétative mais aussi lors du développement du fruit où les demandes en glucides sont très élevées.

D'autre part, la période de formation du bourgeon floral est un moment critique pour le développement du manguiier et par conséquent pour les diverses répartitions et utilisations des glucides (Suryanarayana, 1978). La forme d'accumulation des sucres peut aussi dépendre et varier avec les tissus de stockage. Dans les sites de reproduction par exemple, au moment de la croissance, les concentrations en amidon sont plus faibles dans les feuilles des sites de forte fécondité que dans celles de faible fécondité (Kozlowski, 1992).

La répartition et le stockage de l'amidon dans les branches proches des fruits varient souvent en fonction du temps que met le fruit à mûrir. D'un autre côté, la croissance de l'arbre et sa production de fruits dépendent de la capacité de celui-ci à produire et stocker des glucides. Pour les espèces à croissance rythmique, les sucres sont souvent épuisés lors de chaque flush de croissance et reformée entre les flushs, ces observations ont été faites sur *Pinus taeda*, *P. radiata* et *Citrus sp.*

II.4. Les sucres de réserve chez le manguiier

Les principaux organes de stockage de réserves glucidiques chez le manguiier semblent être les racines et les bois les plus anciens (Robert et Wolstenholme, 1992). Cependant, la localisation des organes de stockage chez le manguiier semble difficile à déterminer car plusieurs études présentent des résultats contrastés ; Davie et Stassen (1997), par exemple, mettent en évidence que la plus grande part d'amidon se trouve dans les branches et que la quantité stockée est croissante avec l'âge de l'arbre. Ces réserves sont a priori utilisées pour compléter l'apport en sucres produits par la photosynthèse lors de périodes de fortes demandes.

Beaucoup de problèmes associés à la production fruitière du manguiier ont été mis en relation avec une insuffisance des réserves carbonées dans les structures ligneuses de l'arbre ou à l'incapacité de l'arbre à produire suffisamment de sucres à partir de la photosynthèse afin de répondre à la demande d'une importante production de fruits. De la même façon, l'effet inhibiteur de l'accumulation des sucres dans les feuilles sur la photosynthèse est bien connu. Les fruits en développement ont un effet positif sur la photosynthèse des feuilles proches en les vidant de leurs sucres (Urban et al., 2004 b).

Il a par ailleurs été montré que l'assimilation nette des feuilles est souvent anormalement faible. Les raisons seraient des limitations fortes par les stomates et des phénomènes de photoinhibition. La grande longévité des feuilles de manguiier se traduit par de grandes différences d'âge et donc d'efficacité photosynthétique et d'accès à la lumière. En zone subtropicale, les températures basses provoquent l'arrêt de la croissance végétative. Certains auteurs pensent alors que les réserves carbonées peuvent s'accumuler jusqu'à un seuil qui permet l'induction florale mais d'autres auteurs mettent davantage en cause le vidage exagéré des réserves carbonées par la fructification qui expliquerait les années de faible production (Urban et al., 2004 a). Ces deux idées ne sont pas antagonistes ; une accumulation des réserves carbonées jusqu'à un certain seuil serait nécessaire à l'induction florale, cette accumulation peut se faire au cours du repos avant floraison où il n'y a pas de forts puits. Par ailleurs, une forte production une année entraînerait un vidage excessif des réserves carbonées qui ne pourraient se reconstituer suffisamment pour permettre une bonne induction florale l'année suivante.

Il semblerait que les réserves carbonées jouent un rôle important à différents stades de développement de cette plante. Le développement reproducteur semble être influencé et influencerait les flux de carbone dans l'arbre. Paulas et Shanmugavelu (1989) observent une accumulation de sucres dans les feuilles des axes florifères qui diminue ensuite lors du développement des fruits. Il est également montré que les concentrations de nutriments dans les feuilles varient pendant la croissance, le développement, et la maturation du fruit. (Oosthuysen, 2000). L'induction florale serait fortement influencée par la présence de sucres dans les unités

terminales. Il a été montré que de fortes réserves d'amidon (quantités importantes, rapport C/N élevé) dans les unités de croissance terminales ainsi qu'une accumulation de sucres favorisent l'induction florale (Chacko, 1986 ; Singh, 1960)

L'alimentation carbonée est par ailleurs impliquée dans la nouaison et lors de la croissance des fruits ainsi que dans les phénomènes importants apparaissant chez le manguiier qui sont l'alternance et l'erraticisme de la croissance, de la floraison et de la fructification. Par ailleurs, chez le manguiier, un fort décalage est observé entre la forte floraison, constituant un puit physiologique important, et la faible nouaison. Ces observations suggèrent un problème intervenant dans les relations « source/puits ». Des expériences d'annélation (Chacko et al., 1982 ; Reddy et Singh, 1991) montrent qu'un rameau doit avoir plus de trente feuilles par fruit pour supporter sa croissance s'il utilise uniquement les assimilats produits par la photosynthèse. Or cette condition est très rarement remplie, des réserves doivent donc être mobilisées. Il semblerait pour Davie et Stassen (1997) que ce soit l'amidon des racines qui soit le premier utilisé lors de la fructification (dans un modèle à trois compartiments, racines, bois, feuilles).

D'autres part, il semblerait que la quantification des flux de carbone n'ait jamais été entreprise par aucune équipe dans le monde.

III. Objectifs de l'étude des réserves carbonées du manguiier

III.1. Objectifs de l'ATP Réserves

Comme nous l'avons vu, le manguiier connaît un développement particulier entraînant des difficultés dans la maîtrise de sa production. D'un autre coté nous avons pu remarquer l'importance des réserves carbonées dans les plantes.

L'ATP lancée par le CIRAD vise principalement à étudier les réserves carbonées de différentes plantes afin de pouvoir établir des cartographies topologiques et dynamiques des sucres de réserve qui seront prises en compte pour construire des modèles globaux de fonctionnement pour ces espèces.

Les autres objectifs avancés pour ce projet sont d'identifier des indicateurs physiologiques de la capacité de l'arbre à croître et à produire face aux contraintes externes (climat, stress hydrique...), ensuite d'utiliser les données obtenues sur la physiologie afin de réaliser un modèle de fonctionnement de la plante pour suivre d'une part son état trophique et d'autre part de proposer des techniques adaptées à la gestion du verger pour mieux maîtriser la floraison et la qualité des fruits.

III.2. Objectifs du stage

Compte tenu de la durée du stage et du nombre d'échantillons à analyser, une étude sur l'ensemble du cycle phénologique n'était pas envisageable, seulement les quatre premières phases du cycle ont été analysées ; celles-ci étant tout de même très importantes car elles concernent toute la phase de floraison et de croissance des fruits qui comme nous l'avons vu ont un rôle majeur à jouer au niveau des réserves en carbone de l'arbre.

Les objectifs du stage ont concerné la localisation des réserves carbonées dans les différents compartiments aériens du manguiier et de suivre leur évolution entre le repos végétatif avant la floraison et la fin de la récolte des fruits, en fonction notamment de la charge en fruits.

Cette étude a permis de réaliser une cartographie spatiale et temporelle (entre le repos avant floraison et la fin de la récolte) des sucres solubles et de réserve chez le manguiier ainsi que de mettre en relation la charge en fruit sur l'arbre et les sucres des différents compartiments. Pour cela trois études ont été menées durant ce stage :

- une étude spatiale au sein de l'arbre pour un stade phénologique donné,
- une étude temporelle au cours des quatre stades phénologiques étudiés,

- une mise en relation entre la charge en fruits présente sur la sous-charpentière à la récolte et les sucres des différents compartiments de cette branche. Cette analyse est effectuée afin d'essayer d'expliquer l'irrégularité de production observée au sein de l'arbre.

Ces études concernent uniquement le système aérien pour les quatre stades suivants : le repos avant floraison (juin/juillet, campagne 1), la floraison (août/septembre, campagne 2), la croissance des fruits (novembre, campagne 3) et la récolte (janvier/février, campagne 4).

A moyen terme, ces résultats permettront de réaliser plusieurs objectifs :

- D'établir la cartographie spatio-temporelle des sucres de réserve du manguier
- D'intégrer ces données dans le suivi des réserves carbonées au cours du cycle phénologique complet du manguier (parties aériennes et racinaires sur l'ensemble du cycle)
- D'intégrer ces résultats dans un modèle de gestion des ressources carbonées du manguier.
- De mettre en relation la disponibilité en sucre dans la plante avec des variables d'intérêt agronomique (floraison, production, qualité des fruits, croissance végétative)

A plus long terme, ces résultats permettront de mettre au point des techniques culturales adaptées à une gestion optimale du carbone par la plante en vue d'une floraison et d'une production régulières (limitation de l'alternance).

Le stage s'inscrit dans une approche globale de l'arbre entier mais limitée à la partie aérienne, la partie racinaire ayant été étudiée lors de stages antérieurs. (**Damour, 2003 ; Dechazal, 2003**)

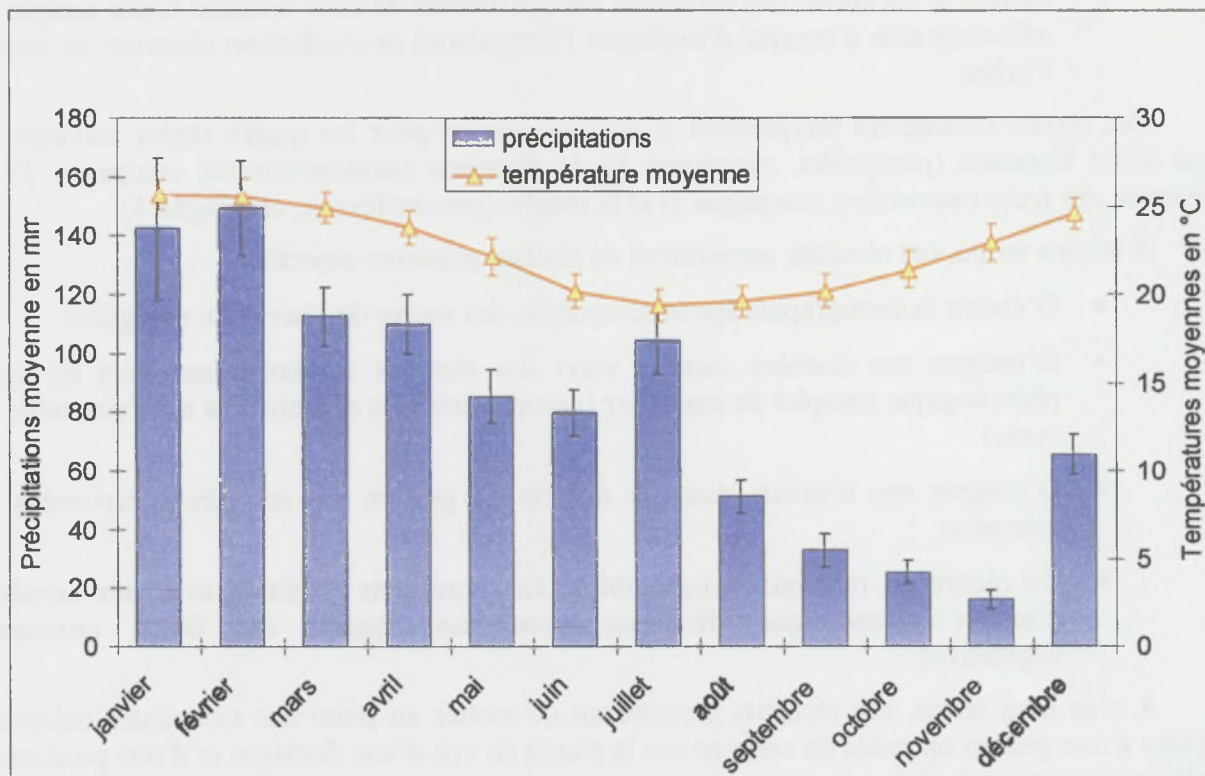


Figure 11 : Pluviométrie et températures moyennes aux abords de la parcelle d'essai (moyenne effectuée sur 10 ans, entre 1993 et 2003)

Les données ont été récoltées sur la station CIRAD de la Ligne Paradis située à 150 mètres d'altitude. Il s'agit de la moyenne mensuelle des données journalières.

II^{ème} Partie : Matériels et Méthodes

L'objectif de cette partie est de présenter les différentes méthodes utilisées pour réaliser le projet. Nous présenterons tout d'abord le contexte dans lequel les plants de manguiers ont été cultivés. Puis après avoir précisé les caractéristiques de ces arbres, nous donnerons l'itinéraire technique mis en place lors de l'expérimentation. Ensuite nous déterminerons les différents compartiments prélevés ainsi que la méthode utilisée pour réaliser les échantillons. Enfin, nous terminerons par les protocoles suivis pour effectuer les extractions et les dosages de sucres.

I. Conditions expérimentales et matériel végétal

I.1. Contexte agro-géo-climatique de la parcelle d'essai

I.1.a. Localisation

L'île de la Réunion se trouve à 21° de latitude sud et 55°3 de longitude est, avec une superficie de 2 512 km². Le climat sur l'île est tropical à subtropical, avec des différences marquées en fonction de l'altitude qui atteint plus de 3 000 mètres. L'île est soumise au régime climatique général du sud de l'Océan Indien ce qui la confronte presque toute l'année aux alizés d'est et sud est. Vu le relief accidenté, l'île de la Réunion est coupée en deux (d'un point de vue climatique), la côte est ou **côte au vent** et la côte ouest, appelée **côte sous le vent**.

La parcelle d'essai se situe dans la région de Saint Pierre sur la côte « sous le vent » à une altitude d'environ 150 mètres. Elle est orientée est-ouest.

Deux saisons se distinguent à la Réunion, en fonction des régimes hydriques et thermiques : l'hiver austral de mai à octobre, saison fraîche et sèche, et l'été austral de novembre à avril, saison chaude ou saison des pluies.

I.1.b. Les températures et précipitations

La figure 11 présente les précipitations et températures moyennes mensuelles relevées sur la station la plus proche de la parcelle d'essai, la station de la Ligne Paradis.

L'histogramme des précipitations indique une moyenne annuelle, relevées sur la période entre 1993 et 2003, dans cette région de 975 mm/an. Les mois les plus humides se concentrent sur janvier et février où les précipitations peuvent atteindre une moyenne de 150 mm sur le mois. Par opposition à la saison sèche, en octobre/novembre, où les précipitations moyennes sont de l'ordre de 20 mm/mois pour les mois les plus secs. Le mois de juillet semble être une période de transition où les précipitations sont relativement élevées par rapport aux mois voisins.

La courbe des températures présentée sur la figure 11 indique une région où l'amplitude thermique moyenne sur l'année est relativement faible. Globalement les températures sont assez douces avec une moyenne annuelle de 22,5°C. Les températures maximales sont observées en janvier/février où elles sont de l'ordre de 25°C en moyenne sur le mois. Les températures minimales apparaissent pendant les mois de juillet/août, elles sont d'environ 19°C. La zone où se déroule l'étude est ventée et ensoleillée.

I.1.c. Pédologie de la parcelle

La Réunion est un édifice volcanique de type « bouclier intra-plaque ». Deux principaux types de sols sont présents sur l'île : un andosol présent dans « les hauts » et un sol brun plus typique des bas. Ils sont formés à partir des cendres pyroclastiques du Piton des Neiges et du Piton de la Fournaise qui se transforment en andosol puis en sol brun après hydrolyse de leurs minéraux. Les sols bruns sont relativement pauvres en matière organique (3 à 5 %), ont un rapport C/N de 10 à 12, un pH aux alentours de 5 et une CEC (Capacité d'Echange Cationique) faible (7 à 9 meq/100 g) (Raunet, 1991)

La parcelle d'essai se situe sur des sols issus de coulées basaltiques du Piton de la Fournaise à piégeage de cendres peu épais (moins de 70 cm) du fait de l'érosion éolienne. Ce sont des sols ferralitiques à texture argileuse (goethite et gibbsite essentiellement). La proportion de cailloux augmente avec la profondeur. Ces sols bruns présentent des propriétés chimiques satisfaisantes : pH compris entre 6 et 7, taux de matière organique de 4-5 % en surface et 1-2 % entre 20 et 50 cm de profondeur, C/N variant de 9 à 10, CEC de 15 à 20 meq et taux de saturation de 80 à 95 %. La pente au sein de la parcelle est faible voire nulle.

La parcelle d'essai se situe dans des conditions climatiques et pédologiques favorables à la culture du manguiers par son altitude de 400 mètres mais aussi par sa pluviométrie inférieure à 1 500 mm par an qui permet donc de limiter les risques phytosanitaires.

1.2. Le matériel végétal

1.2.a. La variété utilisée

Pour cette étude, nous avons travaillé sur une parcelle de 63 manguiers (*Cf. Annexe I*) implantés en 1989, du cultivar "Cogshall" greffé sur le porte-greffe "Maison Rouge". Cette variété représente 25 % des surfaces en manguiers à la Réunion (SUAD, 2002). Elle a été introduite dans les années 1970 comme étant la variété Early Gold. Mais il est apparu, par les fruits et la forme de l'arbre, que ce n'était pas Early Gold. En attendant de retrouver son vrai nom, l'IRFA l'a nommée LIRFA. Elle n'a vraiment été déterminée qu'en 2004 grâce aux marqueurs moléculaires comme étant la variété Cogshall. Son fruit coloré et attractif est avant tout destiné au développement du marché de l'exportation. C'est une variété précoce (récolte avant la période des cyclones) et de faible sensibilité à la bactériose. "Maison Rouge" est un porte-greffe apprécié pour ses qualités en matière d'enracinement pivotant, lui conférant un bon ancrage et une bonne résistance aux vents cycloniques.

Les arbres âgés de 13 ans au moment de l'expérimentation sont en pleine production. La densité de plantation est de 6 m (interligne) x 4 m (sur la ligne) soit une densité de 416 arbres/ha. Les arbres sont repérés à l'aide d'un code composé d'une lettre pour identifier le rang et d'un chiffre pour la position de l'arbre sur le rang. La parcelle comprend sept rangs de huit à dix arbres.

1.2.b. La conduite des plants

Le verger est conduit dans des conditions normales de culture, de manière à ce qu'aucune perturbation ne vienne nuire à la production de fruits ou à la croissance des plants.

➤ Fertilisation

Après la récolte, l'arbre reçoit la moitié de la dose de fumure azotée et potassique. Ainsi, en février-mars, 1,375 kg d'urée et 1,38 kg de sulfate de potasse ont été apportés par arbre.

Pendant la période d'allongement des panicules florales, en juillet, un quart des apports azotés et potassiques est réalisé, soit respectivement 0,675 kg et 0,69 kg par arbre. La totalité de la fumure phosphatée est apportée sous forme de P₂O₅ tricalcique à raison de 0,632 kg par arbre.

Les derniers apports d'urée et de sulfate de potasse, soit le dernier quart, sont effectués au début du grossissement des fruits en septembre/octobre.

➤ Traitements phytosanitaires

Globalement, pendant la croissance végétative, la protection phytosanitaire est surtout orientée contre la cécidomyie des feuilles, l'oïdium, l'anthracnose et la bactériose. De la floraison à la nouaison, elle vise plus particulièrement les punaises, les cécidomyies des fleurs, l'oïdium et l'anthracnose. Ensuite les traitements sont dirigés contre la mouche des fruits, la bactériose et l'anthracnose sur fruits avant leur récolte.

| Campagne | Stade phénologique | Période de prélèvement | Plants étudiés | Niveau de réserves carbonées attendu |
|----------|---|------------------------|------------------------|--------------------------------------|
| 1 | Repos avant floraison | Fin juillet 2002 | C9 C2 C4 | Haut |
| 2 | Pleine floraison | Fin août 2002 | A9 E2 E7 | Haut |
| 3 | Croissance du fruit (vitesse de croissance maximale) | Début novembre 2002 | A10 C6 C7 | Intermédiaire |
| 4 | Fin de récolte | Début février 2003 | B10 B2 B3 | Bas |
| 5 | Flushs végétatifs après récolte (entre les deux flushs) | Début avril 2003 | B9 B8 C5 | Intermédiaire |
| 6 | Repos avant floraison | Début juillet 2003 | D9 B6 C8 | Haut |

Tableau 1 : Description des différentes campagnes d'échantillonnage et niveau de réserves carbonées attendues en fonction des stades phénologiques du manguiier

Les arbres excavés à chaque campagne sont indiqués en rouge et en gras

EFFECT OF TREE PHENOLOGICAL EVENTS ON CARBOHYDRATE RESERVES

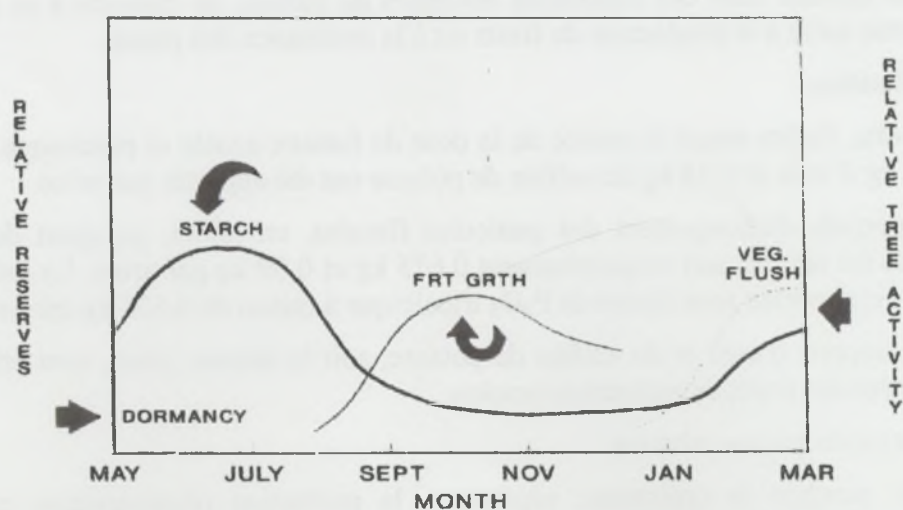


Figure 12 : Niveau des réserves carbonées attendus au cours du cycle phénologique, par analogie à plusieurs autres cultures d'après Robert et Wolstenholme, 1992

Schéma s'appliquant à l'hémisphère sud

➤ Irrigation

Le manguier a besoin d'une période de repos végétatif ainsi que d'un stress hydrique au moment de la différenciation florale. Pour cela l'irrigation est stoppée de janvier (lors de la reprise des pluies) à septembre, moment de la nouaison. L'irrigation est apportée durant la croissance du fruit, du mois de septembre jusqu'à la récolte. Elle se fait par micro-asperseurs et la quantité moyenne d'eau apportée est de 6 mm/jour (cette quantité correspond à l'évapotranspiration potentielle, ETP). La fréquence d'irrigation est de 3 fois par semaine. Cette méthode d'irrigation localisée permet un meilleur développement des racines.

➤ Taille

Aucune taille n'a été effectuée sur la parcelle depuis au moins trois ans avant le début de l'expérimentation afin de ne pas perturber la succession des pousses sur les arbres.

II. L'échantillonnage

Le but de cette étude est de réaliser une cartographie spatiale et temporelle des sucres solubles et de réserve dans le manguier. Pour cela, deux éléments principaux ont été étudiés :

- Les teneurs en sucres dans les différents compartiments (glucose, fructose, saccharose et amidon)
- Les biomasses de chaque compartiment.

II.1. Aspect temporel de l'étude

Nous avons pu voir dans la partie précédente que de précédentes études ont caractérisé l'évolution des réserves au cours du développement phénologique du manguier, en s'appuyant sur des études menées sur différents arbres (**Robert et Wolstenholme, 1992**) (Cf. Figure 12). Des niveaux de réserves en sucres contrastés sont attendus au moment des principaux stades phénologiques du manguier qui sont la croissance végétative, le repos avant floraison, la floraison, la croissance des fruits et la récolte.

Afin de refléter au mieux l'évolution possible des réserves dans l'arbre, il a été choisi de réaliser six campagnes d'échantillonnage correspondant aux cinq stades ci-dessus, dans le but de représenter un cycle de croissance complet. La sixième campagne est une répétition de la première. (Cf. Tableau 1). Seules les quatre premières campagnes seront étudiées dans ce rapport, les analyses des sucres des campagnes 5 et 6 n'étant pas terminées.

Lors de chaque campagne, trois arbres ont été échantillonnés, deux arbres échantillonnés sur pied et un arbre abattu et excavé dont les biomasses fraîche et sèche totales de tous les compartiments a pu être déterminée.

II.2. Aspect spatial

Les études antérieures ne portent que sur l'amidon ou sur des compartiments très larges (racines, bois, feuilles et fruits) du manguier. L'objectif de ce projet est de faire une cartographie fine en définissant des compartiments ayant un sens physiologique. Afin de représenter l'arbre de la façon la plus complète possible, un grand nombre d'échantillons a été prélevé au niveau des différentes parties aériennes et racinaires de l'arbre. Par contre, seules les parties aériennes seront étudiées dans ce rapport (l'étude du système racinaire ayant déjà fait l'objet de rapports antérieurs : **Damour, G., 2003, Dechazal, M., 2003**).

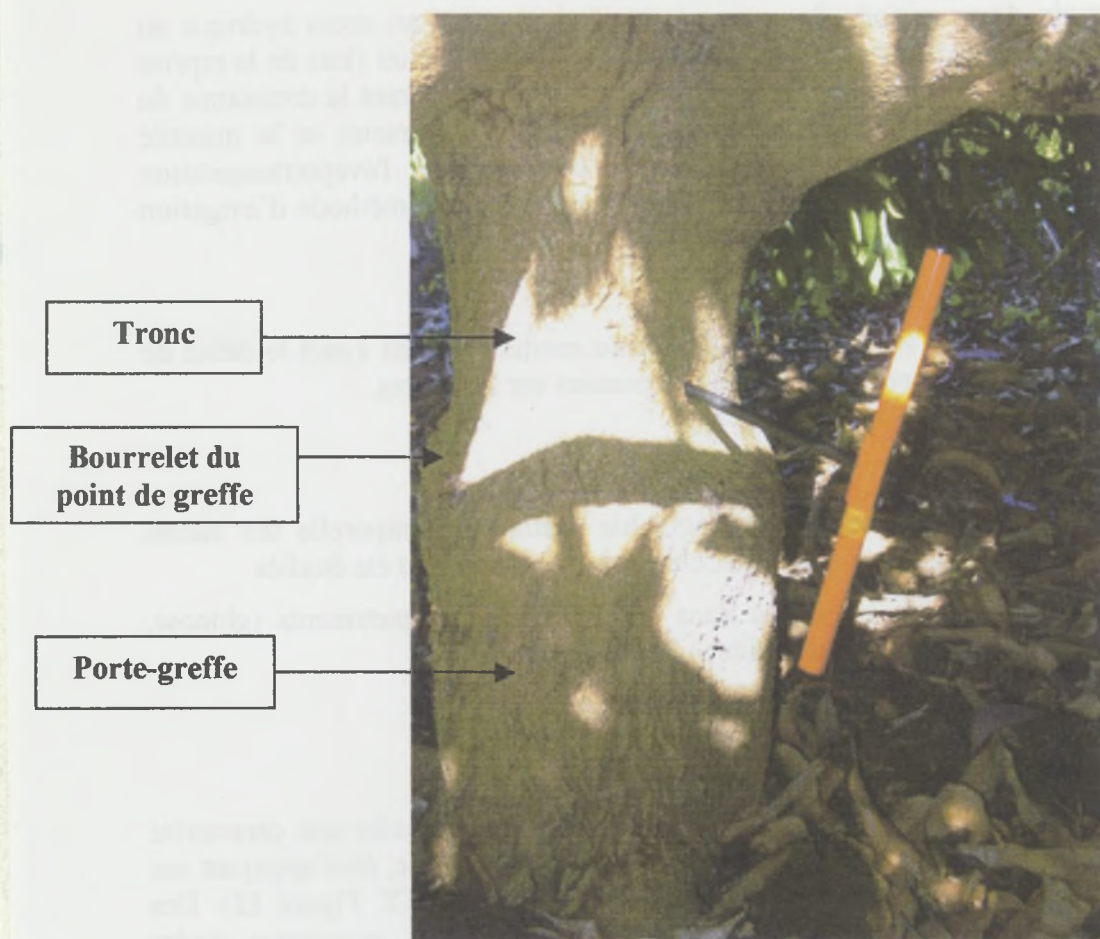


Figure 13 : Réalisation d'un prélèvement dans le tronc à la tarière de Pressler

Le prélèvement correspond au rayon du compartiment échantillonné

(Photo Frédéric Normand, plan B10, février 2003)

II.2.a. Structuration et réalisation de l'échantillonnage dans l'arbre

Pour représenter au mieux les compartiments échantillonnés en fonction de leur localisation et leur taille, deux méthodes principales ont été utilisées selon le compartiment étudié :

- ♦ Réalisation de carottes à la tarière de Pressler pour les grosses unités (tronc, grosses branches...). Un prélèvement correspond au rayon du compartiment. (Cf. Figure 13)
- ♦ Prélèvement du compartiment entier ou d'une partie pour les compartiments de taille moins importante (unités de croissance, feuilles, inflorescences,...)

Le choix des compartiments étudiés ainsi que leurs regroupements a été fait dans l'objectif de rechercher s'il existe une variabilité entre les différentes charpentières au sein de l'arbre et qui pourrait être mise en relation avec le phénomène d'erratisme observé sur le manguier. Pour cela, les regroupements de plusieurs compartiments successifs et répétitions (plusieurs prélèvements du même compartiment sont réalisés) au sein d'un même arbre se font sous forme de sous-charpentières. Les sous-charpentières représentent l'ensemble des compartiments situés au-delà de la première ramification de la charpentièr (Cf. Figure 14).

Une fois que les sous-charpentières sont déterminées, chaque compartiment est prélevé sur chacune des sous-charpentières de l'arbre. La répétition du prélèvement d'un même compartiment sur les différentes sous-charpentières du même arbre correspond aux répétitions spécifiques à l'arbre. Par exemple, le prélèvement des bois de niveau 2 sur un arbre comportant quatre sous-charpentières sera effectué quatre fois. Un même arbre aura autant de valeurs pour chaque compartiment que de sous-charpentières. Pour chaque campagne d'échantillonnage, trois arbres sont analysés ayant en moyenne quatre sous-charpentières, ce qui permet pour une même campagne d'avoir au moins douze valeurs pour chaque compartiment analysé.

II.2.b. Les compartiments échantillonnés

Nous allons présenter dans ce paragraphe uniquement les échantillons aériens qui seront ensuite étudiés dans la partie résultats et discussion.

(Cf. Figure 14 et Annexe 2)

Porte-greffe, PRG : il correspond à la partie aérienne la plus basse. L'échantillon se compose d'un mélange de deux carottes prélevées à la tarière de Pressler suivant deux orientations cardinales et deux hauteurs différentes.

Point de greffe, PDG : ce n'est pas un compartiment à proprement parler, il correspond à une zone précise située entre le porte-greffe et le greffon. Sur les arbres étudiés, la zone du point de greffe est bien visible car un étranglement apparaît à ce niveau, c'est une caractéristique du greffage entre Maison Rouge et Cogshall. L'échantillon se compose lui aussi de deux prélèvements à la tarière de Pressler. Cet échantillon sera intéressant à étudier si des différences apparaissent entre le tronc et le porte-greffe. (Cf. Figures 13 et 14)

Tronc, TRC : il représente la partie du greffon en contact avec le porte-greffe et s'arrêtant au niveau des premières ramifications (charpentières). Cet échantillon est composé de deux carottes d'orientation cardinale et de hauteur différentes prélevées à la tarière de Pressler.

Charpentières, CHAR : elles représentent le premier niveau de ramification et sont directement rattachées au tronc. Elles sont en moyenne au nombre de 2. Chaque charpentièr de l'arbre est répertoriée par une lettre majuscule (A, B, C, ...), la charpentièr la plus au sud est notée A, puis les autres sont nommées dans le sens des aiguilles d'une montre. Deux ou trois carottes sont prélevées selon des orientations différentes à l'aide de la tarière de Pressler puis mélangées pour constituer un échantillon composite représentant ce compartiment.

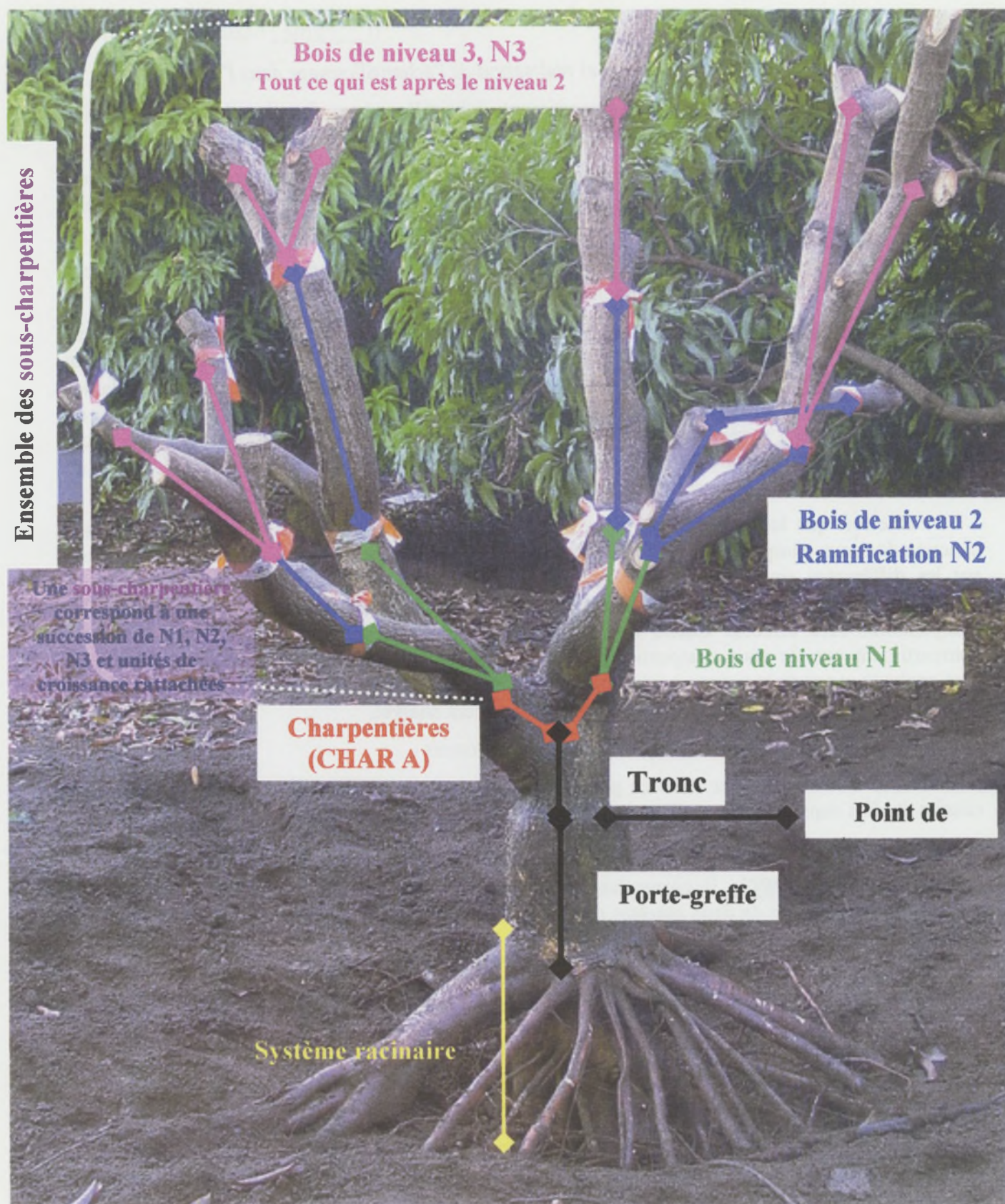


Figure 14 : Dénomination et positionnement dans l'arbre des différentes structures ligneuses échantillonnées

Une charpentièrre porte plusieurs sous-charpentières composées de différents compartiments (bois de niveaux 1, 2 et 3 ainsi que différentes unités terminales)

(Photo Frédéric Normand, 2003 ; Schéma Sandrine Legros, juillet 2005)

Bois de niveau 1, N1 : ils correspondent au premier niveau de ramification de la charpentièrre. C'est le premier niveau constitutif de la sous-charpentièrre. Le bois de niveau 1 de la sous-charpentièrre A1 est appelé A1 N1. Deux ou trois prélèvements sont réalisés le long de ce compartiment, à la tarière de Pressler puis mélangés pour constituer l'échantillon.

Bois de niveau 2, N2 : ils correspondent au bois situé entre la première ramification d'un bois de niveau 1 et leur première ramification importante entraînant une diminution significative de leur diamètre. L'échantillon est réalisé de la même façon que pour les bois de niveau N1.

Bois de niveau 3, N3 : ils correspondent à toutes les structures ligneuses situées entre la première ramification des bois de niveau 2 et l'avant dernière unité de croissance. Ce niveau représente une taille et une biomasse importante (Damour, 2003). Il comporte des bois d'âges très variables (unités âgées à proximité des bois N2 et unités jeunes d'un à deux ans su côté des UCn-1). L'échantillon est composé d'un mélange de trois rondelles de branches, prélevées dans le milieu de ce niveau.

Unités de croissance, UC : on distingue deux types d'unités de croissance, les dernières (celle de l'année en cours) et les avant-dernières (de l'année précédente), respectivement UCn et UCn-1. L'UCn s'est mise en place l'année du prélèvement avant la floraison 2002 (année n), l'UCn-1 s'est mise en place lors de poussées végétatives de l'année précédente (année n-1). Elles ont été déterminées lors de la première campagne d'échantillonnage comme étant respectivement la dernière et l'avant-dernière structure ligneuse de la sous-charpentièrre (Cf. Figure 15). Les nouvelles pousses végétatives apparues au cours des différentes campagnes d'échantillonnage étudiées seront appelées flush végétatif, FV.

Au moment de la floraison puis de la fructification, l'unité de croissance terminale peut ou non porter une inflorescence, qui donnera ou non des fruits. Les différentes natures observées à la suite de l'UCn sont susceptibles d'avoir une influence sur les teneurs en sucres de celle-ci mais également sur le devenir de l'UCn au cycle suivant. On distingue alors, à partir stade « croissance des fruits », trois natures d'unité de croissance différentes ; soit l'UCn n'a pas fleuri et est restée végétative (nature végétative, notée *veg*), soit l'UCn a fleuri mais n'a pas fructifié (nature florifère, notée *flo*), soit l'UCn a fleuri et a fructifié (nature fructifère, notée *fru*). (Cf. Figure 16)

Par ailleurs, lors des échantillonnages, on a pris soin de ne pas prélever des UCn-1 et des UCn qui se suivent topologiquement mais des UCn-1 et des UCn prises au hasard sur les sous-charpentières sans liens entres-elles. Cela afin d'éviter toutes corrélations fortes entre celles-ci. Si une relation est mise en évidence entre ces deux unités, elle sera d'autant plus pertinente que les unités analysées sont indépendantes. A l'inverse, s'il existe une faible relation entre ces unités, elle risque de ne pas être détectée par cette méthode d'échantillonnage. Cependant, la volonté sur ce projet est d'avoir une vue générale de la dynamique des sucres dans l'arbre. Des protocoles d'échantillonnages différents auraient été nécessaires pour des études plus fines sur les relations entre UCn-1, UCn et les fruits portés par les UCn.

- Avant-dernière unité de croissance, UCn-1 : l'échantillon est composé du mélange de trois UCn-1 prises au hasard sur la sous-charpentièrre correspondante, pour chaque nature d'UCn-1. Il s'agit uniquement de la partie ligneuse, les feuilles de ces unités de croissance faisant l'objet d'un échantillonnage à part. La nature de l'UCn-1 est la même que celle de l'UCn qui lui correspond depuis la floraison (par exemple, une UCn-1 portant une UCn de nature *veg* est appelée UCn-1 *veg*...). Lors des prélèvements, seules des UCn-1 ne portant qu'une seule UCn ont été choisies (cela facilitait la détermination de la nature de celle-ci ; il est tout à fait possible qu'une UCn-1 porte plusieurs UCn dont les natures diffèrent).

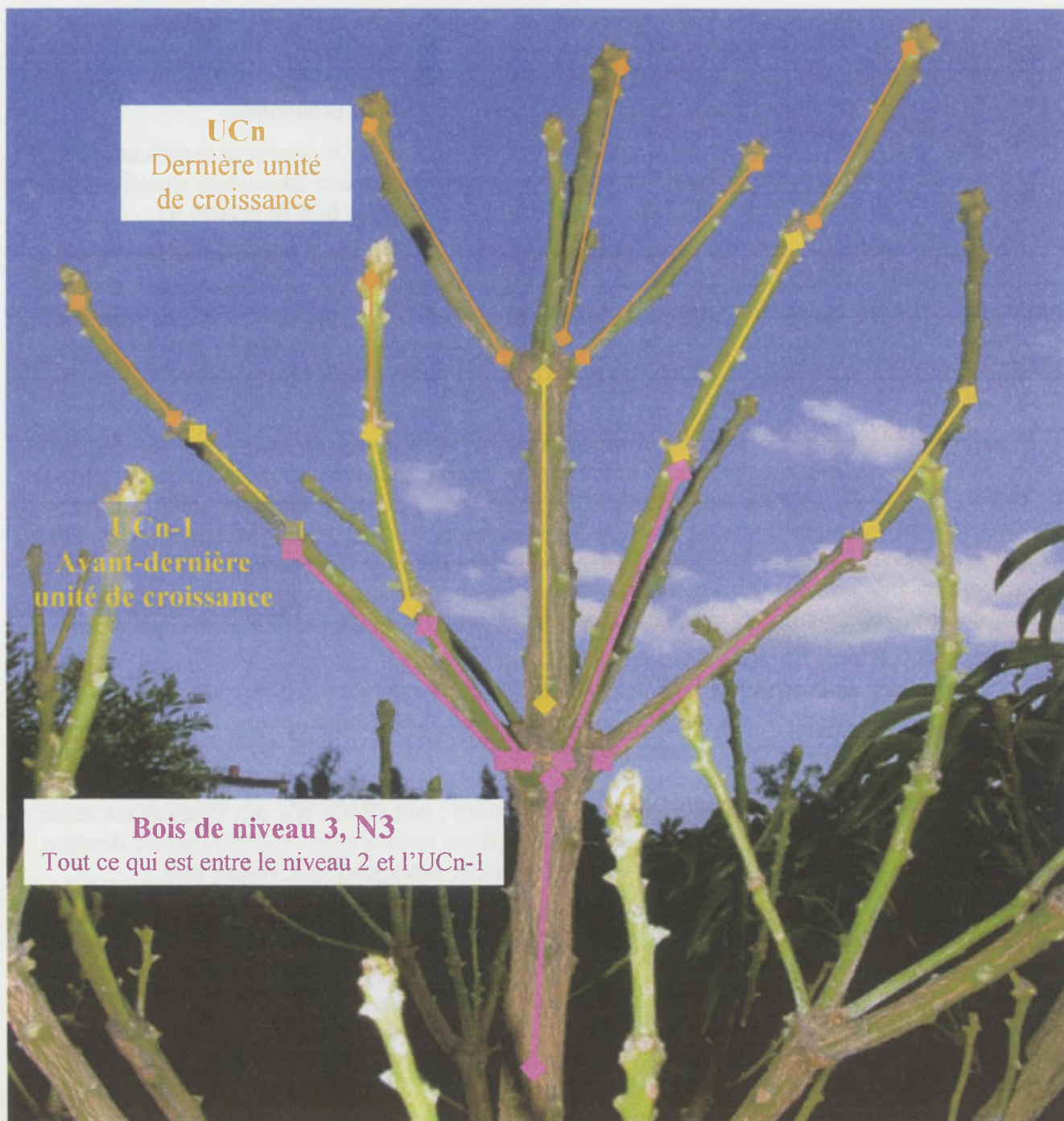


Figure 15 : Dénomination et positionnement des structures terminales de l'arbre

Le compartiment des bois de niveau 3, N3, assure le lien entre les structures ligneuses les plus âgées et les structures les plus jeunes.

Une UCn-1 (avant-dernière unité de croissance) peut porter une ou plusieurs UCn (unités de croissance terminales).

(Photo Frédéric Normand, 2003 ; schéma Sandrine Legros, juillet 2005)

➤ Dernière unité de croissance, **UCn** : c'est l'unité suivant l'UCn-1. L'échantillon est composé de trois unités de croissance prises au hasard pour chaque nature mais ne suivant pas une UCn-1 faisant déjà partie d'un échantillon. Lors de la croissance de l'arbre, trois natures sont attribuées à l'UCn en fonction de l'évolution de celle-ci au moment de la floraison : végétative, florifère, fructifère.

➤ Flushs végétatifs, **FV** : ils correspondent à des pousses végétatives apparaissant pendant la période de floraison et la croissance des fruits. Le bourgeon terminal de l'UCn n'a pas donné d'inflorescence mais s'est développé de façon végétative. On nomme ce compartiment flush végétatif ou **FV**. L'échantillon est composé de trois unités mélangées, mais dont l'unité de croissance précédente n'a pas fait l'objet d'un échantillonnage.

Feuilles : étant donné leurs localisations et leurs âges différents, les feuilles de l'arbre ont été échantillonnées en fonction du compartiment sur lequel elle sont rattachées, les feuilles les plus âgées portées par les bois de niveau 3, **FN3**, les feuilles portées par les UC, **FUCn-1** et **FUCn**, en tenant compte de la nature de l'UCn considérée, **FUCn veg**... ainsi que les nouvelles feuilles portées par les flushs végétatifs (**FFV**). Chaque échantillon se compose de six feuilles prises au hasard sur le compartiment considéré.

Enfin, ont été échantillonnés les compartiments reproducteurs apparus au cours des stades phénologiques étudiés : les inflorescences et les fruits.

Inflorescences : l'inflorescence passe par différents stades de développement étudiés séparément (Cf. Figure 7) :

- Le bourgeon en cours de débourrement, **BID** ; l'échantillon est composé de trois bourgeons
- L'inflorescence en élongation, **IE** ; deux inflorescences complètes (axes et fleurs) sont prélevées pour cet échantillon
- L'inflorescence en pleine floraison, **PF** ; prélèvement de deux inflorescences complètes
- Après la floraison, on distingue deux types d'inflorescences, celles n'ayant pas eu de fruit, **RI flo** et celles portant des fruits, **RI fru**. Les **RI flo** sont les rachis en dessèchement des inflorescences. Les **RI fru** sont également des rachis d'inflorescences mais qui restent turgescents et représentent lien entre l'UCn et le pédoncule des fruits. Deux rachis d'inflorescences sont prélevés et constituent un échantillon composite.

Fruits : les fruits ont été prélevés à deux stades de leur développement : lors de leur croissance (deux mois et demi après la pleine floraison) et à maturité. Un seul fruit compose chaque échantillon, mais il a été séparé en trois compartiments distincts :

- L'épiderme, **Epi**
- La pulpe, **Pu**
- La graine, **Gr**

II.3. Données complémentaires

II.3.a. Mesures de circonférences

En complément des analyses de sucres sur les prélèvements réalisés sur les arbres, d'autres analyses ont été faites afin de pouvoir approfondir l'étude. La circonférence du tronc a été mesurée à 10 cm du sol, au moment de l'échantillonnage, ainsi que les circonférences à la base de chaque

Unité de croissance restée
végétative ou ayant donné
une pousse végétative

Inflorescence florifère

Inflorescence fructifère

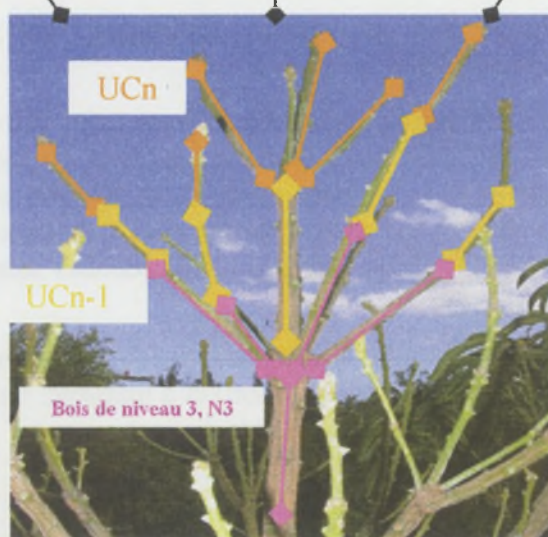


Figure 16 : Présentation des trois natures possibles d'UCn (Unités de croissance terminales) : végétative, florifère ou fructifère

(Photo Frédéric Normand, 2003 ; schéma Sandrine Legros, juillet 2005)

charpentière et sous-charpentière. Ces mesures ont ensuite pu être reliées aux mesures de biomasses effectuées sur les arbres excavés. (Damour, 2003)

II.3.b. Mesures sur les fruits

D'un autre côté, chaque fruit à maturité a été récolté et pesé individuellement. Cette mesure permet d'obtenir par agrégation la biomasse des fruits produite par sous-charpentière, charpentière ou arbre. A partir des biomasses des fruits obtenues à la récolte, les biomasses des fruits au stade « croissance des fruits » peuvent être estimées en utilisant les pourcentages de matière sèche. Cette estimation n'est pertinente que sous l'hypothèse qu'il n'y ait pas de variation du nombre de fruits entre ces deux stades. Les calculs sont détaillés en *annexe 3*

II.3.c. Mesures de biomasse végétative

A chaque campagne d'échantillonnage, un arbre entier échantillonné a été excavé et chacun de ses compartiments a été séparé pour être pesé en frais puis après séchage à l'étuve. Cette manipulation permet ainsi de connaître la répartition de la biomasse entre chaque compartiment dans l'arbre (Damour, 2003). A partir de ces données, une étude a permis de mettre en évidence des relations allométriques fortes entre la circonférence (ou section) à la base de la sous-charpentière et la biomasse végétative des différents compartiments qu'elle porte. Ces relations permettent alors de réaliser une estimation des biomasses sur les arbres échantillonnés mais non excavé à partir des circonférences mesurées sur les sous-charpentières.

Il a été nécessaire, lors de l'étude sur la charge en fruits pour les campagnes croissance des fruits et fin de la récolte, de réaliser certains calculs particuliers concernant les différentes natures d'UC présentes dans l'arbre (végétative, florifère, fructifère). Les biomasses sèches des UC estimées pour les arbres non excavés ne différencient pas ces trois natures des UC. Elles sont globales pour les arbres non excavés alors qu'elles sont différentes selon la nature de l'UC pour les arbres excavés. Par contre, les teneurs en sucre sont toutes exprimées en fonction de la nature de l'UC. Il a donc été décidé de réaliser une moyenne des teneurs en sucre dans les UC pondérée par l'importance de chaque nature d'UC dans l'arbre.

D'après les biomasses relevées sur les arbres excavés à la croissance des fruits et à la fin de la récolte, on a déduit la proportion relative de chaque compartiment végétatif, florifère et fructifère pour ces deux périodes. Les coefficients sont présentés en *annexe 4*.

Les calculs sont les mêmes pour chacun des sucres ainsi que pour les UCn et les UCn-1 à la croissance des fruits et à la fin de la récolte, en affectant les coefficients respectifs. Ce calcul est réalisé pour chaque sous-charpentière individuellement.

Le calcul des quantités en sucre dans les UCn (ou UCn-1) reprend cette valeur et la multiplie par la biomasse sèche totale des UCn (ou UCn-1).

II.4. Préparation des échantillons

Une fois prélevés, les échantillons ont été pesés afin de déterminer leur poids frais. Puis ils ont été immergés dans de l'azote liquides afin de limiter les réactions biochimiques intervenant à température ambiante et à la suite du stress du prélèvement. Ils sont ensuite conservés à -40°C pendant deux mois maximum. Ils sont alors lyophilisés afin de bloquer les réactions métaboliques et d'éviter la dégradation des sucres. La lyophilisation dure 65 heures à une température de -55°C et une pression de $2 \cdot 10^{-1}$ mBar. Cette méthode est basée sur la capacité de l'eau à se sublimer dans des conditions de pression et de températures particulières. Après cette étape, une nouvelle pesée est réalisée afin de déterminer le poids sec de l'échantillon et d'en déduire sa teneur en matière sèche.

Le broyage est la dernière étape réalisée à la Réunion. C'est une étape importante pour permettre une analyse de qualité, il s'agit de réaliser une poudre fine et homogène. Il est réalisé à l'aide de deux types de broyeurs : un broyeur à couteaux pour prébroyer les échantillons ligneux les plus durs et un broyeur à bille pour obtenir une poudre fine. Après broyage, les échantillons ont été

envoyés au CIRAD de Montpellier, au laboratoire ECOTROP, où se sont déroulés l'extraction et le dosage des sucres.

III. L'analyse des sucres

Les sucres non structuraux se répartissent en deux groupes : les sucres solubles et les sucres de réserve. Une recherche exhaustive préalable des différents sucres solubles dans les échantillons de différentes natures a montré que les trois sucres solubles majeurs et incontournables au plan métaboliques présents chez le manguier sont le glucose, le fructose et le saccharose. Nos analyses se sont donc focalisées essentiellement sur ces trois molécules. Concernant les sucres de réserve, en référence à la bibliographie existante, seul l'amidon a été analysé sur chacun des échantillons. Nous n'avons pas connaissance d'autres formes de réserves glucidiques présentes chez le manguier.

Une extraction des sucres solubles a été préalablement réalisée suivie du dosage du glucose, du fructose et du saccharose par chromatographie liquide haute pression. Enfin une dernière étape a concerné le dosage de l'amidon par voie enzymatique.

III.1. Méthode d'extraction des sucres

Pour valider les analyses, un échantillon biologique qui sert de référence au laboratoire est intercalé dans chaque série d'analyse. Une dérive de plus de 8 % de cette référence entraîne une deuxième analyse de la série.

Les échantillons finement broyés (<100µm) sont mis à l'étuve pendant deux heures à 65°C afin d'éliminer l'eau potentiellement résiduelle. En fonction des compartiments étudiés, un prélèvement de 10 à 20 mg est réalisé. Sa masse M est déterminée au dixième de milligramme. Le prélèvement est mis dans un microtube dans lequel est ajouté 1 ml d'éthanol à 80 % et l'ensemble est placé au bain-marie à 80°C pendant 30 minutes. Le surnageant, qui contient les sucres solubles, est récupéré après centrifugation à 10 000 rpm. Ensuite le culot est remis en contact avec 1 ml d'éthanol à 80 % puis replacé au bain-marie à 80°C pendant 30 minutes. Après une nouvelle centrifugation et séparation du surnageant, les étapes sont une dernière fois répétées avec 1 ml d'éthanol à 50 %. Après une dernière centrifugation, les différents surnageants qui contiennent les sucres solubles sont rassemblés. Le culot contenant l'amidon est additionné de 0.5 ml d'éthanol à 80 %. Il est ensuite placé au congélateur à -20°C en attendant le dosage de l'amidon.

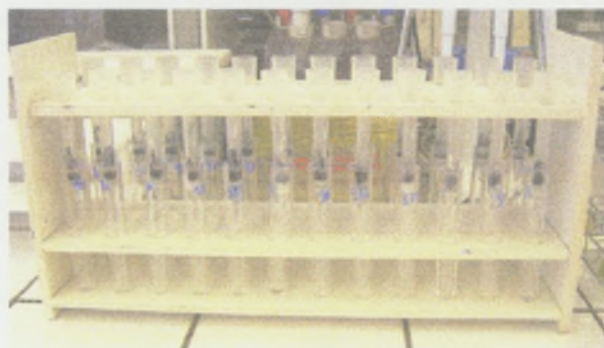


Figure 17 : Mini colonnes de charbon actif et de PVPP

Le surnageant est ensuite filtré sur une mini colonne contenant du polyvinylpolypyrrolidone (PVPP) retenant les polyphénols, et du charbon actif (Cf. Figure 17) retenant les pigments présents dans l'échantillon. Après filtration, la colonne est lavée deux fois avec 0.5 ml d'éthanol à 80 %. Le filtrat obtenu est évaporé au Speedvac (évaporateur sous vide Jouan RC 1022) pendant 5 heures.

Les sucres solubles sont alors repris dans 1 ml d'eau ultrapure et placés au congélateur à -20°C en attendant leur dosage.

III.2. Dosage des sucres solubles

Le dosage des sucres solubles est réalisé par chromatographie ionique haute performance (HPAE-PAD : High Performance Anion Exchange Chromatography with Pulsed Amperometric Detection, DIONEX). Cette méthode permet une quantification directe des sucres sans modifications préalables même à de très faibles concentrations (<10 mg/l). Cette technique repose sur la propriété des sucres d'être des acides faibles. Ils peuvent ainsi s'ioniser à des pH élevés ($pK_a > 12$) et être séparés par des mécanismes d'échange anionique.

L'utilisation de pH élevés requiert des colonnes particulièrement résistantes composées d'une résine spécifique non poreuse, stable sur une large gamme de pH et pour des pressions élevées. L'élution à travers la colonne se fait à l'aide d'une solution de soude plus ou moins concentrée à un pH compris entre 12 et 14. La détection des sucres est réalisée ensuite par méthode électrochimique consistant à mesurer le courant électrique généré par leur oxydation à la surface d'une électrode de travail en or soumise à un potentiel électrique, à l'aide d'une électrode de référence Ag/AgCl (Dionex, 1993). Le potentiel de travail est spécifique de l'espèce chimique étudiée. Le signal résultant est enregistré en fonction du temps et correspond au chromatogramme. Chaque sucre est caractérisé par son temps de rétention et pourra être quantifié à partir d'un étalonnage préalable. En effet, la surface des pics du chromatogramme représentant l'élution de chaque sucre est directement proportionnelle à la concentration de la solution injectée. En plus de l'étalonnage, un échantillon de jus d'orange (Joker, dilution = 2000) de concentration connue en glucose, fructose et saccharose est intercalé dans les séries d'analyses pour contrôler toutes dérives de l'appareil.



Figure 18 : Appareil HPAE-PAD, Dionex

Deux colonnes sont principalement utilisées pour les dosages des sucres solubles :

♦ La colonne CarboPac PA1 (25x4 mm) permet une analyse rapide des mono et disaccharides. Elle sera préférentiellement utilisée lors des analyses. Son utilisation se fait dans un solvant isocratique, NaOH à 150 mM avec un débit de 1 mL/min, à une température de 30°C avec un volume d'injection de 10 μ L.

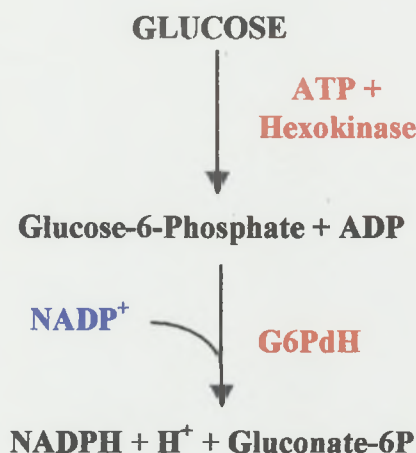
♦ La colonne CarboPac MA1 (25x4 mm) est utilisée lors de l'analyse de sucres plus complexes (acides très faibles, ayant un pK_a très élevé) dont la séparation est difficile avec la colonne PA1. La résine utilisée a une capacité d'échange ionique 45 fois plus importante que celle de la CarboPac PA1. Par conséquent, la durée d'analyse est beaucoup plus longue. Cette colonne sera utilisée pour confirmer certains résultats obtenus avec la PA1 ainsi que pour affiner certaines recherches de sucres spécifiques. Son utilisation se fait dans un solvant isocratique, NaOH à

480 mM pour un débit de 0,4 ml/min, à une température de 30°C, avec un volume d'injection de 10 µL.

III.3. Dosage de l'amidon

Après décongélation et élimination du solvant par centrifugation, le culot est séché au Speedvac ou à l'étuve à 65°C pendant une heure. L'ensemble culot/tube est pesé, cela détermine P_1 . Il est ajouté 1 ml de soude à 0.02 N qui va permettre d'extraire l'amidon des tissus ligneux. Après homogénéisation, l'ensemble est mis au bain marie à 90°C pendant 1 heure 30 avec une agitation fréquente. Une centrifugation rapide est réalisée (500g, 1 minute) avant l'ajout de 100 µl d'une solution d'amyloglucosidase (FLUKA), préparée à 5 mg/ml dans du tampon citrate à 0,32 M, pH 4,6 correspondant à 35 unités de l'enzyme. Après agitation, le mélange est placé au bain-marie à 50°C pendant 1 heure 30 et fréquemment remué. Cette étape provoque l'hydrolyse de l'amidon en molécules de glucose. L'ensemble est ensuite centrifugé puis pesé, cela détermine P_2 .

L'amidon est quantifié en milligramme d'équivalent glucose. La quantité de glucose présente après hydrolyse va être déterminée par un dosage enzymatique en spectrophotométrie. (Figure 19)



G6PdH : glucose-6-phosphate deshydrogénase

NADPH : Nicotinamide Adénine Dinucléotide phosphate

Figure 19 : Schéma du dosage spectrophotométrique

Ainsi le NADPH produit au cours de la réaction en présence des enzymes hexokinase et glucose-6-phosphate déshydrogénase est directement proportionnel à la quantité de glucose initialement présente dans la cuve spectrophotométrique. La synthèse du NADPH est suivie à 340 nm, longueur d'onde à laquelle il absorbe, contrairement au NADP^+ . La quantification du glucose se fera ensuite en utilisant la loi de Beer Lambert ($A = \epsilon l C$, avec $\epsilon_{340} \text{NADPH} = 6.22 \text{ L.mM}^{-1}.\text{cm}^{-1}$, coefficient d'extinction moléculaire du NADPH) liant l'absorbance à la concentration du produit absorbant pour une longueur d'onde donnée.

La cuve spectrophotométrique est remplie avec 770 µl de réactif (tampon triéthanolamine 0,25 M, pH 7,6, MgSO_4 3 mM, ATP 2,73 mM, NADP 0,382 mM) et 50 µl d'échantillon soit un volume total de 820 µl. La première mesure correspond à la Densité Optique DO1 à 340 nm ensuite 5 µl de G6PdH/HK sont ajoutés soit 1.7 U et 0.85 U respectivement. La DO2 est observée après une dizaine de minutes. Une courbe d'étalonnage est réalisée par ailleurs, avec quatre points de gamme d'une solution contenant respectivement 0.1, 0.2, 0.3 et 0.4 g/l de glucose dont 50 µl remplaceront l'échantillon dans le protocole de dosage.

La concentration en glucose peut-être déterminée soit à l'aide du coefficient directeur de la droite d'étalonnage soit par le calcul suivant, utilisant le coefficient d'extinction moléculaire :

$$[\text{Glucose}] = \frac{(\text{DO2}-\text{DO1}) V_c}{E_{340} \times V_{ch}} \quad \text{mM/L}$$

Avec $V_c = 820 \mu\text{l}$ et $V_{ch} = 50 \mu\text{l}$ et $[\text{glucose}] \text{ mg/L} = [\text{glucose}] \text{ mM/L} \times 180.2$

Tous les résultats sont exprimés en mg/g de matière sèche soit l'équation suivante :

$$[\text{Glucose}] (\text{mg/g MS}) = [\text{glucose}] (\text{mg/L}) \times (P_2 - P_1) / M (\text{mg})$$

Avec $P_2 - P_1$ correspondant à la masse en gramme de la solution de reprise de l'échantillon dont la densité est estimée à 1.

IV. L'analyse des résultats

Tous les résultats obtenus lors des différentes analyses ont été rassemblés sous un fichier Excel. Différentes études ont ensuite été réalisées avec l'aide des tableaux croisés dynamiques. Ces études ont permis d'obtenir une représentation générale des événements majeurs.

Trois arbres ont été échantillonnés par stade phénologique et quatre stades ont été étudiés avec plusieurs compartiments aériens par stades. L'étude des résultats s'est faite en réalisant une moyenne des valeurs en sucres obtenues entre les compartiments similaires prélevés au même stade (par exemple, moyenne des valeurs pour toutes les branches de niveau 2 présentes sur les sous-charpentières des trois arbres étudiés à ce stade). Les écart-types seront indiqués sur les différents graphiques. Par ailleurs, trois variables ont été utilisées :

- la teneur pour un sucre donné dans un compartiment donné, exprimée en mg/g MS
- la quantité pour un sucre donné dans un compartiment donné, exprimée en g (teneur x biomasse sèche du compartiment)
- la proportion pour un sucre donné dans l'arbre exprimée en % (quantité / biomasse sèche totale de l'arbre)

Dans un second temps, en fonction des observations faites, des analyses statistiques ont été réalisées afin de préciser les résultats obtenus. Deux logiciels ont été utilisés pour réaliser des analyses de variance, Statgraphics et Satistix. Pour chaque analyse de variance, les hypothèses ont été préalablement validées par vérification des quatre postulats : la somme des résidus est nulle, la variance des résidus est indépendante des modalités des facteurs, les résidus sont indépendants les uns par rapport aux autres et les résidus suivent une loi gaussienne. La méthode utilisée pour séparer les moyennes est le test de Tukey au risque de première espèce $\alpha = 5 \%$ pour la majorité des analyses.

Les groupes de moyennes obtenus à l'aide des analyses de variances sont indiqués sur les figures par des lettres minuscules.

Dans le premier paragraphe, étude de la répartition spatiale des sucres, les compartiments ligneux et les feuilles sont étudiés lors de deux analyses indépendantes. La variable étudiée sera le sucre choisi et le facteur correspondra aux différents compartiments de l'arbre (du porte-greffe au flush végétatif et des feuilles de niveau 3, FN3, aux feuilles du flush végétatif, FFV).

L'étude de l'influence de la nature de l'UCn se fait à l'aide d'analyses de variance à un facteur (la nature de l'UCn) effectuées pour chacun des sucres après transformation préalable en prenant le logarithme de la valeur réelle. Cette transformation permet de stabiliser la variance qui ne dépend alors plus de la moyenne et de valider les postulats de l'analyse. Le test utilisé est celui de Bonferroni avec un risque $\alpha = 5 \%$. Ce test a été choisi car le dispositif est déséquilibré entre les différents facteurs (il n'y a pas le même nombre de répétitions par type d'observations).

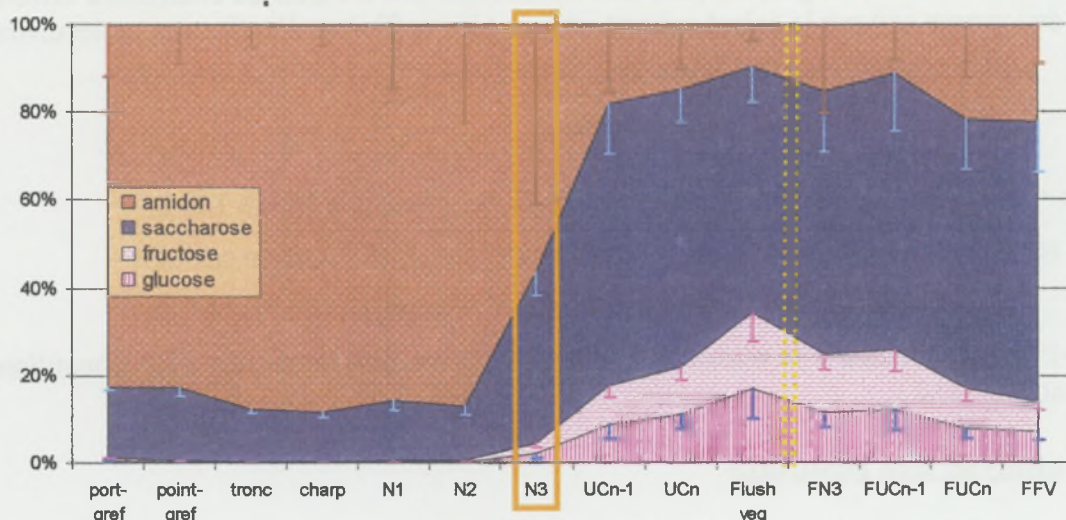


Figure 20 : Distribution des différents sucres dans les compartiments ligneux et les feuilles chez le manguiier à la fin de la récolte (campagne 4)

Les résultats correspondent aux teneurs moyennes relatives pour chaque sucre et dans chacun des compartiments

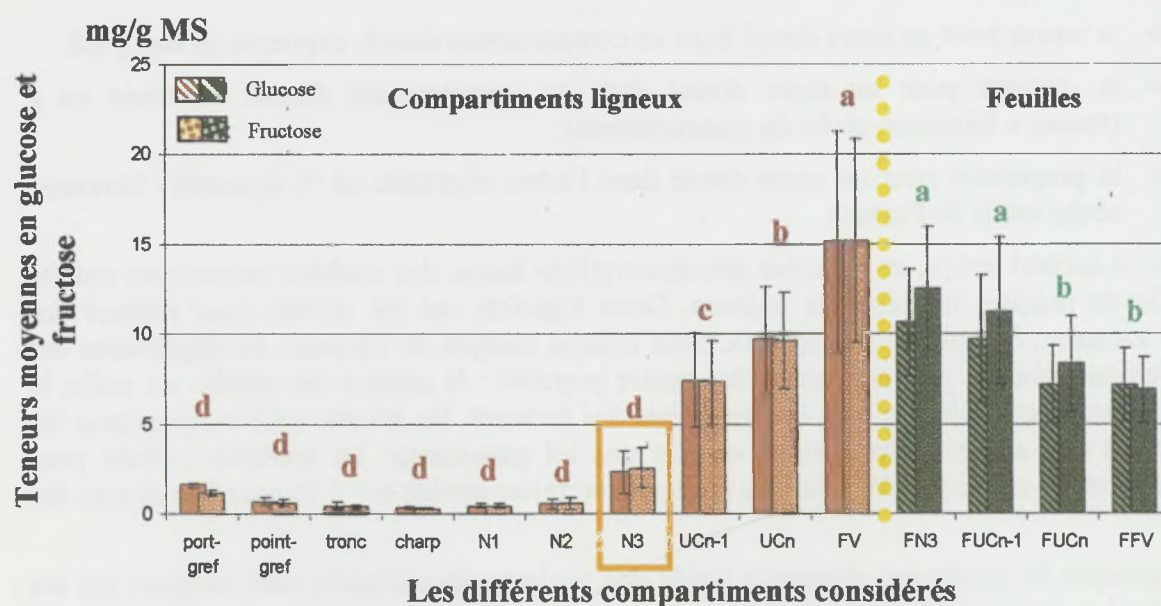


Figure 21 : Teneurs moyennes en glucose et en fructose dans les différents compartiments ligneux et feuilles du manguiier à la fin de la récolte (campagne 4)

Les analyses de variance ont été réalisées de façon indépendante pour les compartiments ligneux et pour les feuilles. Les lettres correspondent aux différents groupes de moyennes significatifs au seuil $\alpha = 5\%$ lors d'un test de Tukey. Les groupes de moyennes sont valables pour le fructose et pour le glucose.

III^{ème} Partie : Résultats et discussion

L'objectif de cette partie est d'étudier la répartition spatiale et l'évolution temporelle (entre le repos avant floraison et la fin de la récolte) des sucres solubles et de réserve chez le manguier ainsi que de relier la charge en fruit sur les sous-charpentières de l'arbre et les sucres dans ses différents compartiments. Trois axes de recherche ont été abordés dans cette partie :

- Répartition spatiale des glucides au sein des différents compartiments aériens à la récolte des fruits (campagne 4),
- Evolution saisonnière des sucres au sein de différents compartiments
- Relations entre les teneurs ou les quantités de glucides stockées et la charge en fruits

I. Répartition spatiale des glucides au sein des différents compartiments aérien du manguier (exemple du stade « récolte des fruits », campagne 4)

Le stade fin de la récolte des fruits (février 2003) a été choisi pour illustrer la répartition des sucres au sein des différents compartiments aériens échantillonnés composant l'arbre. A ce stade phénologique tous les types de compartiments végétatifs de la plante sont présents. Le niveau de réserve auquel on peut s'attendre, d'après la bibliographie, doit être relativement bas suite à la croissance des fruits. (Cf. Figure 12, Robert et Wolstenholme, 1992)

Des études similaires ont été réalisées pour les autres campagnes fournissant des résultats très proches de ceux présentés ici. Seules les modifications majeures intervenant au cours du cycle phénologique seront précisées.

Nous verrons tout d'abord les proportions des différents sucres les uns par rapport aux autres pour chacun des compartiments de l'arbre. Puis nous étudierons le gradient entre les compartiments de chacun des sucres pris individuellement. Nous observerons ensuite la variabilité des quantités de sucres au sein d'un même arbre. Enfin nous aborderons plus précisément certains points comme l'influence de la nature de l'unité de croissance et la répartition des sucres dans les fruits.

I.1. Part relative des différents sucres en fonction des compartiments de l'arbre

La figure 20 présente la part relative de chacun des sucres dans les compartiments de l'arbre. Les quatre sucres majoritaires présents chez le manguier ont des importances relatives variables en fonction des compartiments. L'amidon est très majoritaire dans les parties ligneuses anciennes (du porte-greffe jusqu'à N2) alors que les sucres solubles et plus précisément le saccharose sont particulièrement représentés dans les unités de croissance terminales et dans les feuilles. Cette répartition peut s'expliquer par la force de puits de chacun des compartiments ainsi que par leur rôle. En effet, la translocation et la distribution des assimilats dépendent fortement de l'activité des puits des différents organes de la plante (Wiebel et *al.*, 1995). Il est à noter que les bois anciens jouent principalement un rôle de stockage alors que les autres compartiments connaissent un métabolisme plus dynamique : la photosynthèse pour les feuilles (lieu de production des sucres solubles), l'alimentation des fruits et la croissance végétative pour les unités terminales.

On remarque par ailleurs que le compartiment N3 joue un rôle de charnière entre les parties ligneuses de réserve et les unités terminales. Cette caractéristique est à rapprocher avec sa composition hétérogène. En effet, il regroupe tous les éléments compris entre N2 et l'avant-dernière unité de croissance, ce qui correspond à des branches d'âges et de dimensions différents.

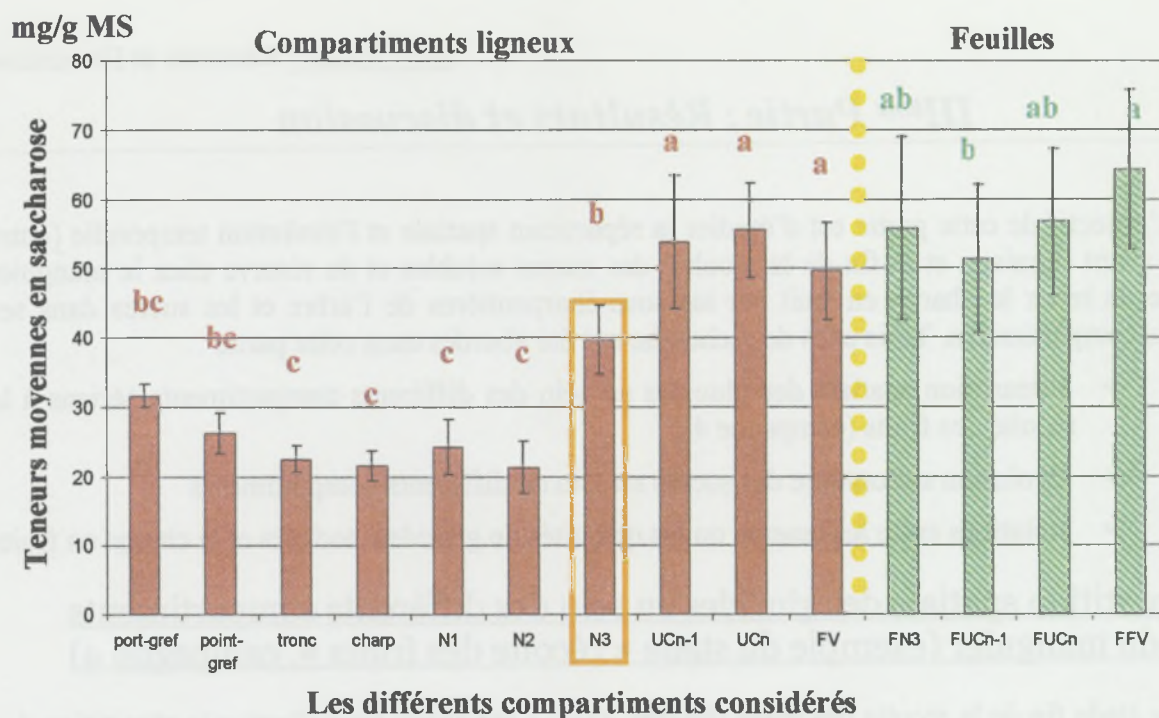


Figure 22 : Teneurs moyennes en saccharose dans les différents compartiments ligneux et feuilles du manguiier à la fin de la récolte (campagne 4)

Les analyses de variance ont été réalisées de façon indépendante pour les compartiments ligneux et pour les feuilles. Les lettres correspondent aux groupes de moyennes significatifs au seuil $\alpha = 5\%$ lors d'un test de Tukey.

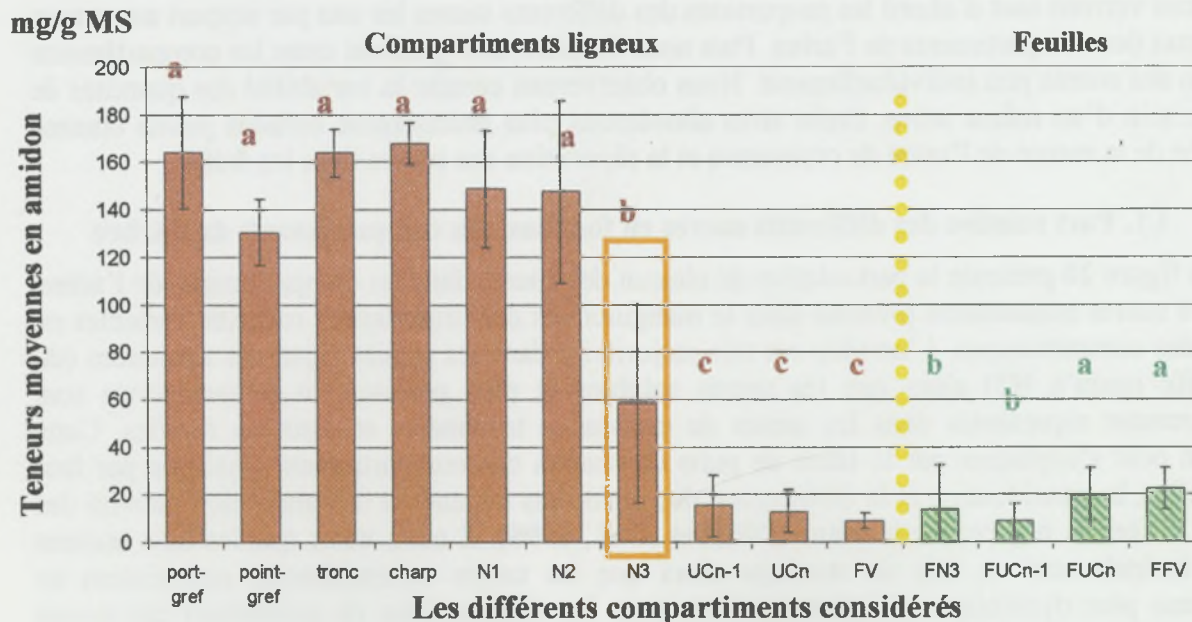


Figure 23 : Teneurs moyennes en amidon dans les différents compartiments ligneux et feuilles du manguiier à la fin de la récolte (campagne 4)

Les analyses de variance ont été réalisées de façon indépendante pour les compartiments ligneux et pour les feuilles. Les lettres correspondent aux groupes de moyennes significatifs au seuil $\alpha = 5\%$ lors d'un test de Tukey.

1.2. Répartition des glucides au sein des compartiments aériens végétatifs

1.2.a. Les monosaccharides

Il existe un gradient des teneurs moyennes en glucose et en fructose au sein des compartiments végétatifs aériens de l'arbre (Cf. figure 21). Une première analyse statistique a porté sur l'ensemble des compartiments végétatifs ligneux et une seconde sur les feuilles des trois compartiments.

Dans les compartiments ligneux, les teneurs en glucose et en fructose sont quasiment identiques. Les différences sont un peu plus importantes au niveau des feuilles, mais ne sont cependant pas significatives (il en est de même pour toutes les campagnes). Ce résultat n'est pas surprenant car ils proviennent en proportion équivalente de l'hydrolyse du saccharose. Par la suite, l'étude se fera sur la somme de ces deux paramètres afin de limiter le nombre de graphiques et de faciliter leur lecture.

Jusqu'aux branches de niveaux N2, le glucose et le fructose, dont les teneurs varient entre 0,3 et 1,6 mg/g MS, sont présents à l'état de traces. Malgré une homogénéité des teneurs moyennes, on observe une légère décroissance entre le porte-greffe et les charpentières suivi par une augmentation jusqu'au compartiment N3. Après les branches de niveau N3, les teneurs en glucose et en fructose augmentent régulièrement de l'UCn-1 vers le flush végétatif (2,5 mg/g MS dans le bois de N3 à 15 mg/g MS pour les flushs végétatifs).

Dans les feuilles, on observe l'évolution inverse. Les feuilles les plus âgées présentent les teneurs en monosaccharides les plus élevées.

1.2.b. Le saccharose

Chez le manguier, le saccharose, comme chez de nombreux arbres fruitiers, est le sucre soluble majoritaire. Cependant, des variations interviennent en fonction du compartiment considéré (Cf. Figure 22). En effet, les teneurs en saccharose peuvent varier dans un rapport de 2,5 par exemple entre les charpentières et les feuilles. Trois groupes de moyennes significatives se distinguent : du porte-greffe à N2, les branches de niveau N3 et des UCn-1 aux flushs végétatifs. Globalement, le profil du gradient de saccharose ressemble fortement à celui des hexoses mais à une échelle différente. Cette observation est à mettre en relation avec la remarque faite précédemment concernant l'origine du glucose et du fructose.

L'importance du saccharose dans les plantes s'explique par son rôle principal de transport des éléments carbonés (**Richter, 1993**). Au niveau des feuilles, les teneurs en saccharose diminuent avec l'âge des feuilles. Ces observations pourraient être liées à des niveaux de photosynthèse différents selon les compartiments. Les feuilles les plus jeunes bénéficieraient d'un meilleur accès à la lumière que les feuilles plus âgées. Cela permettrait une activité photosynthétique plus importante et donc des teneurs en saccharose supérieures dans les jeunes feuilles et dans les compartiments les plus proches de celles-ci.

1.2.c. L'amidon

La répartition des teneurs moyennes en amidon dans l'arbre dépend de la capacité de réserve de l'organe concerné (Cf. Figure 23). Sa teneur est très élevée dans les bois anciens, environ 160 mg/g MS puis elle diminue vers les extrémités les plus jeunes pour se stabiliser à environ 15 mg/g MS. Le compartiment N3 joue un rôle de transition entre les deux principaux groupes. Ces observations ont également été notées chez les arbres fruitiers tempérés par **Jordan et al. (1996)** et **Cameron et Schroeder, (1945)**. Ils ont montré que pour les espèces tempérées, le pêcher par exemple, les arbres ont de forts niveaux de réserves, principalement de l'amidon dans les structures ligneuses anciennes (jusqu'à 10 à 15 % de la matière sèche). Nos résultats sur manguier se situent dans la partie supérieure de cette gamme de valeurs. Cet amidon ancien ne serait que partiellement utilisé mais resterait disponible à tout moment en tant que « réserve mobilisable de secours », au cas où la photosynthèse soit limitante par rapport à des puits importants présents sur l'arbre. Une étude

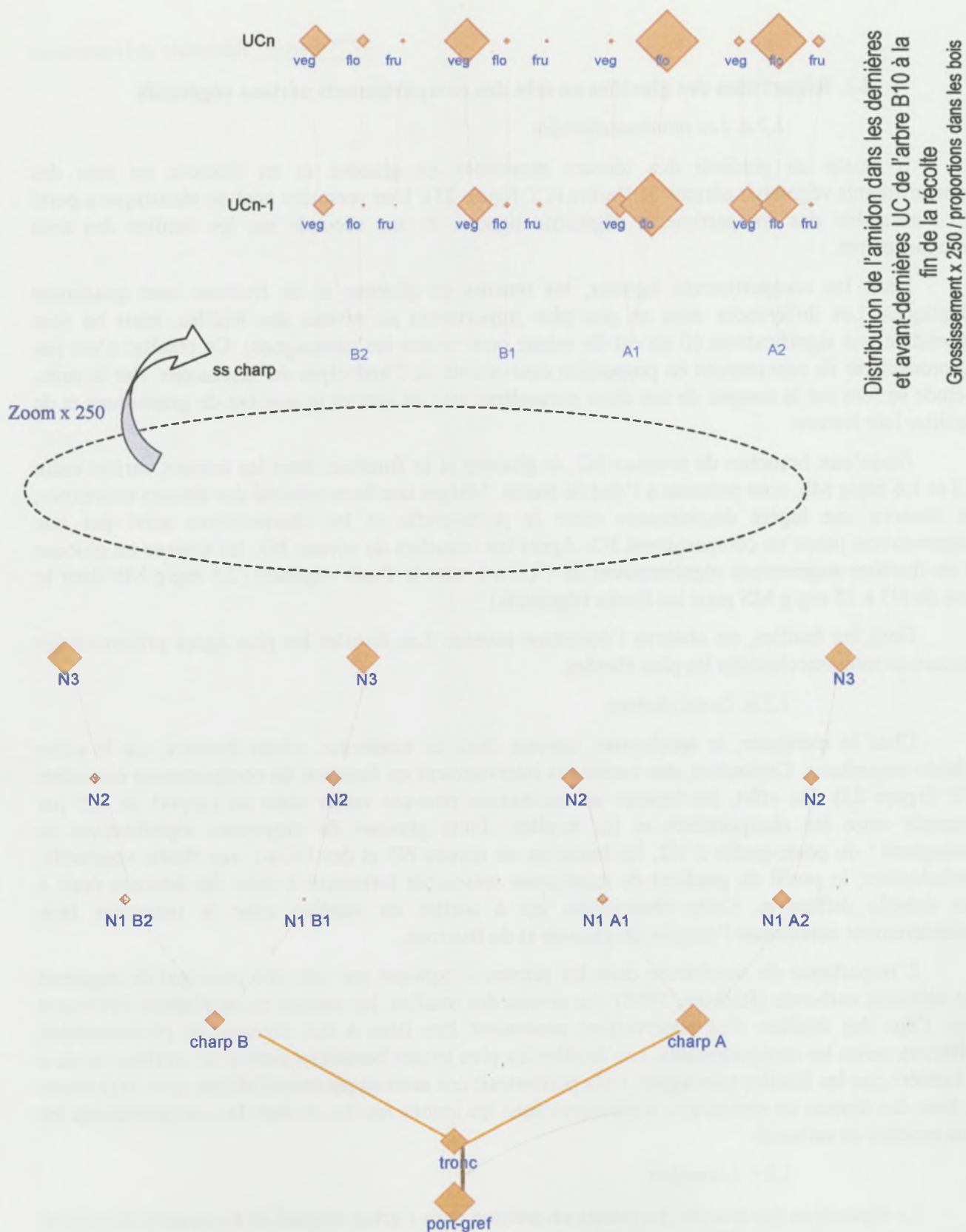


Figure 24 : Distribution de la quantité totale d'amidon dans les structures ligneuses de l'arbre à la fin de la récolte, rapportées à la biomasse totale de l'arbre (plan B10)

Chaque point représente la quantité totale d'amidon dans l'organe par rapport à la biomasse totale de l'arbre (teneur en amidon x biomasse de l'organe / biomasse totale de l'arbre). Les biomasses des UC étant tellement faibles, elles ont été multipliées par 250 afin de visualiser tous les compartiments sur cette figure.

de Janardhan *et al.* (1971) chez le caféier appuie ces résultats et montre que la quantité d'amidon est plus importante dans les bois âgés que dans les bois jeunes et verts.

D'autre part, on remarque une certaine stabilité des teneurs moyennes en amidon pour chaque ensemble de compartiments concernés. Les teneurs observées pour les feuilles sont stables et très proches des valeurs mesurées dans leurs compartiments ligneux d'origine. Par ailleurs, les teneurs en amidon diminuent vers les unités de croissance les plus jeunes alors que dans les feuilles il se produit la tendance inverse ; les teneurs en amidon augmentent vers les feuilles les plus jeunes. Deux hypothèses peuvent être mises en avant : il se produit une augmentation de la capacité de stockage de l'amidon avec l'âge de l'UC et pour les feuilles, la photosynthèse est plus forte dans les jeunes feuilles permettant un stockage, probablement temporaire, plus important de l'amidon. Les études histo-cytologiques menées sur les plants de manguier montre l'existence, entre autres, d'un gradient longitudinal des réserves d'amidon le long de la structure ligneuse de l'arbre (Lagier, 2003). Plus les compartiments sont jeunes, moins ils contiennent de grains d'amidon. Nos dosages biochimiques confortent ces résultats histologiques.

L'observation des écart-types présentés par la figure 23 montre une importante variabilité au sein des résultats observés pour l'amidon, contrairement aux sucres solubles. Ce phénomène serait à rapprocher de la fonction de sucre de réserve de l'amidon. Il est stocké dans certaines parties du compartiment considéré mais pas forcément de façon homogène. Par exemple, chez le cocotier, Mialet-Serra *et al.* (2005) montrent que les réserves en amidon dans le tronc sont extrêmement variables avec la hauteur et la profondeur du prélèvement. Par ailleurs, certains compartiments comme N3 comportent des éléments d'âges très variables allant de branches âgées à des unités de croissance jeunes, cela peut être l'origine de cette variabilité. D'un autre côté, cette hétérogénéité peut également être due à la charge en fruit présente sur chaque sous-charpentièrre mais cette hypothèse n'a pas pu être clairement démontrée dans la cadre de ce travail (Cf. Partie III / paragraphe III.).

1.2.d. Variabilité de la répartition des sucres au sein de l'arbre

Une fluctuation importante dans la croissance végétative et la production de fruits pour chacune des sous-charpentièrres d'un même arbre a souvent été observée. Nous avons alors cherché à déterminer si une telle hétérogénéité existait également au sein de la répartition des sucres en terme de quantité dans un compartiment donné. L'étude est réalisée sur les quantités totales d'amidon présentes dans chaque compartiment ramenées à la biomasse sèche totale de l'arbre excavé B10 (feuilles comprises), à la fin de la récolte (campagne 4) (Cf. Figure 24). Pour faciliter la lecture de la figure, la proportion d'amidon dans les feuilles ne sera pas représentée sur la figure et, au vu de leurs faibles valeurs, les proportions au niveau des dernières et avant dernières UC ont été affectées d'un coefficient multiplicateur de 250.

D'autre part, il manque quelques valeurs pour certains compartiments (N3, UCn-1 fru et UCn fru) de la sous-charpentièrre A1. Cette lacune est le résultat d'un incident climatique survenu à La Réunion pendant la croissance des fruits en novembre 2002. Malgré ces événements, le choix de cet arbre reste pertinent car c'est le seul arbre de cette campagne pour lequel nous connaissons toutes les biomasses de façon précise.

Il existe une importante variabilité de la distribution de l'amidon dans les compartiments entre les sous-charpentièrres d'un même arbre (Figure 24). Cette observation existe également au niveau des sucres solubles (résultats non montrés ici). Pour un même compartiment, N1, par exemple, on observe bien une répartition hétérogène. Elle est d'autant plus marquée au niveau des unités de croissance où les proportions les plus importantes ne correspondent pas toujours aux unités de même nature. Par ailleurs, la comparaison entre les teneurs et les quantités observées montre que cette distribution est surtout liée aux différences de biomasses entre les compartiments d'une sous-charpentièrre à l'autre.

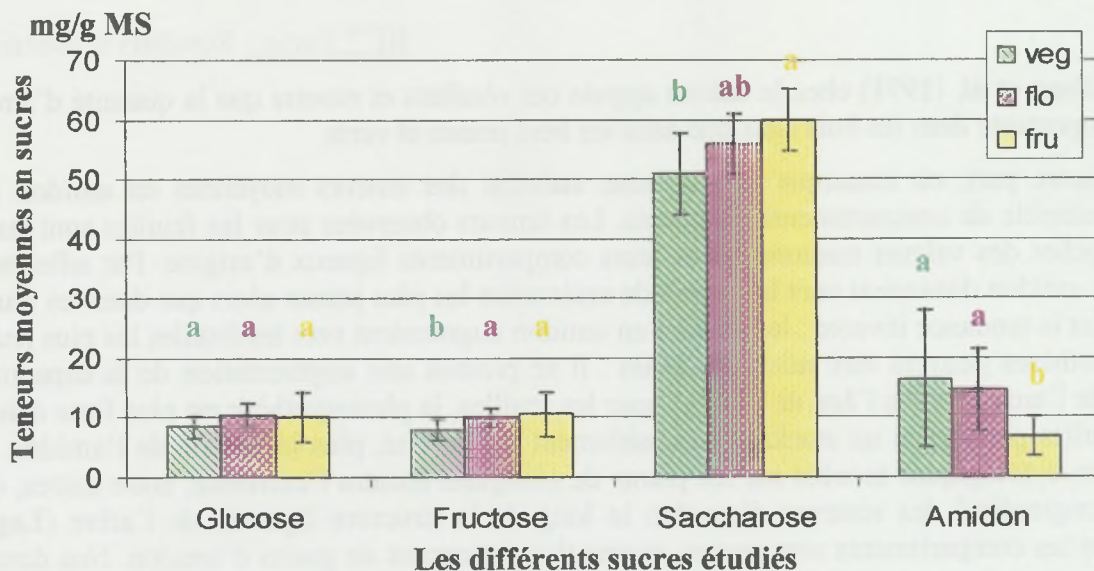


Figure 25 : Teneurs moyennes pour les différents sucres dans les UCn de différentes natures (végétative, florifère et fructifère) à la fin de la récolte

Les analyses de variance sont réalisées pour chacun des sucres individuellement en prenant pour facteur la nature de l'UCn. Les analyses sont effectuées après transformation préalable des valeurs en prenant le logarithme de la valeur réelle. Cette transformation permet de stabiliser la variance qui ne dépend alors plus de la moyenne. Les lettres correspondent aux groupes de moyennes statistiquement significatifs pour $\alpha = 5\%$ lors d'un test de Bonferroni.

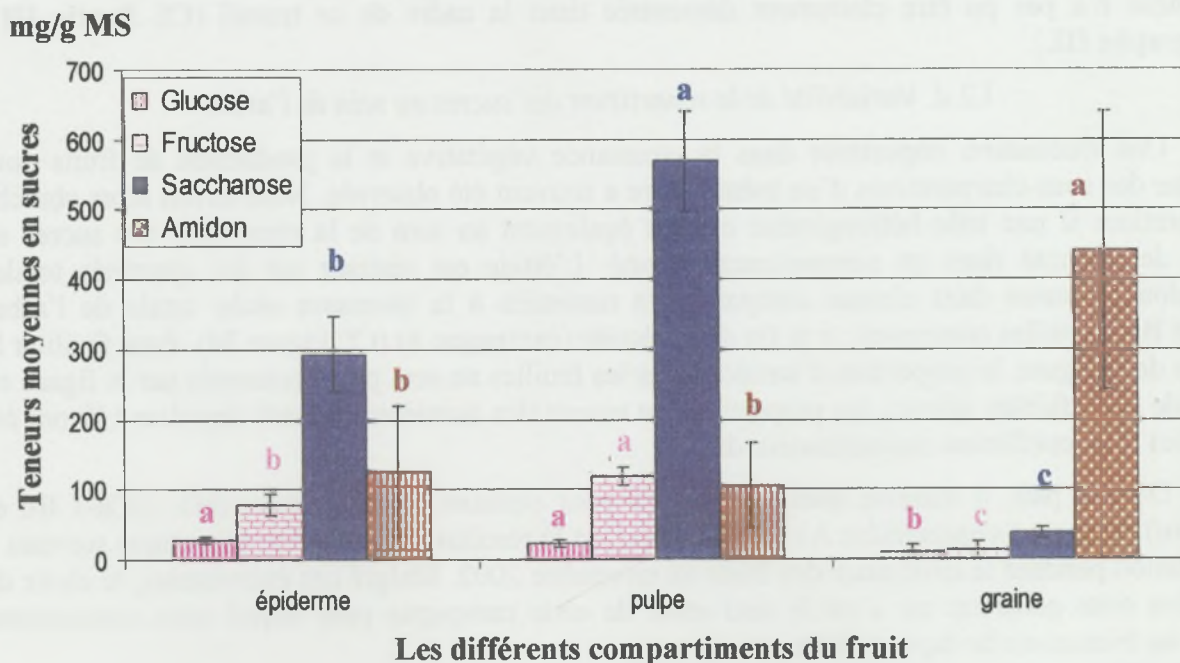


Figure 26 : Teneurs moyennes en glucose, fructose, saccharose et amidon dans les différents compartiments du fruit mature (épiderme, pulpe, graine) à la fin de la récolte

Les analyses de variances sont réalisées à un facteur (le compartiment du fruit) pour chaque sucre individuellement. Les lettres correspondent pour un sucre donné aux groupes de moyenne statistiquement significatifs pour $\alpha = 5\%$ lors d'un test de Tukey.

Suite à ces observations, nous pouvons donc facilement comprendre que les ressources en carbone ne sont pas les mêmes pour chacune des branches. Ce paramètre important devrait être pris en compte lors de la gestion technique de l'arbre.

I.2.e. Variabilité des teneurs en sucres en fonction de la nature de l'unité de croissance terminale

Après cette vision globale des différents gradients en sucres entre les compartiments de l'arbre, il s'avère intéressant d'étudier plus finement l'effet de la nature de la dernière et de l'avant-dernière unité de croissance sur les teneurs en sucres. En effet, ce sont les compartiments qui portent les puits importants que sont les inflorescences et les fruits, on peut alors suspecter des effets locaux prononcés par ces puits.

Les évolutions des teneurs en sucres pour les différentes natures des avant-dernières unités de croissance (UCn-1) et des dernières unités de croissances (UCn) ont sensiblement le même profil. Cependant, les teneurs en sucres solubles de l'UCn-1 sont toujours inférieures à celles de l'UCn quelle que soit la nature de celle-ci alors que c'est l'inverse pour l'amidon ($UCn-1 > UCn$) (Figure présentée en *annexe 5*).

D'autre part, une analyse regroupant les différents types d'UC (UCn ou UCn-1) ne s'avère pas statistiquement conforme car des interactions significatives existent entre ces deux compartiments et leurs natures (végétative, florifère, fructifère) (*Annexe 7*).

Les sucres solubles ont une répartition globalement équivalente en fonction de la nature de l'UC (Cf. Figure 25). La répartition des hexoses ne semble pas influencée par la nature de l'unité de croissance. Le saccharose a une teneur plus importante dans les UC fructifères ou florifères par rapport à celles des UC végétatives. Par contre, les teneurs en amidon entre les UC de natures différentes se font à l'inverse du saccharose. Les teneurs sont plus faibles dans les UC fructifères que dans les UC végétatives au moment de la fin de la récolte des fruits.

Il est à noter que lors de la campagne 3, les tendances sont similaires sauf pour l'amidon. On observe à cette période une teneur plus importante en amidon dans les UC fructifères que dans les UC florifères (33,5 et 10,0 mg/g MS respectivement). A la campagne 4, les teneurs en amidon sont deux fois plus élevées dans les UC florifères que dans les UC fructifères (14,5 et 6,8 mg/g MS respectivement) (Cf. Figure 31). La présence du fruit à l'extrémité de l'unité de croissance correspond à un puits important qui a dû, lors de sa croissance, épuiser les réserves en amidon de l'UCn correspondante (Cf. ci-dessous I.3).

Dans les feuilles des UCn, les teneurs en sucres sont légèrement affectées par la nature de l'unité de croissance. Les analyses de variance réalisées sur les feuilles des UCn de la campagne 4 montrent que la nature de l'UCn n'influence pas les teneurs en saccharose et amidon. Par opposition, les teneurs en hexoses sont liées à cette nature. (Figures en *annexe 6*)

I.3. Répartition des glucides au sein des compartiments du fruit

La figure 26 présente les teneurs moyennes en sucres dans chacun des compartiments du fruit (épiderme, pulpe, graine). Il apparaît deux groupes distincts dans lesquels les variations sont similaires : l'épiderme et la pulpe par opposition à la graine.

Les teneurs en saccharose sont supérieures à celles des autres sucres dans l'épiderme et la pulpe. Dans la pulpe, elles peuvent être jusqu'à 24 fois plus élevées que celles du glucose, et 5 fois plus que celles du fructose. Les écarts de teneurs entre ces différents sucres sont moins forts dans l'épiderme mais restent tout de même importants. Le glucose a des teneurs faibles et équivalentes dans ces deux compartiments, ce qui n'est pas le cas pour le fructose. Celui-ci a des teneurs deux à cinq fois plus importantes que celles du glucose selon le compartiment considéré. Ces résultats ne sont pas inhabituels puisque diverses études ont montré que dans le fruit mature, par exemple la

poire, le fructose est beaucoup plus élevé que le glucose avec respectivement 25 % et 7 % des sucres totaux du fruit (Moriguchi et Kazuyuki, 1992).

La mise en relation de ces résultats avec ceux trouvés par Léchaudel (2004) confirme ces observations tant sur l'importance des différents sucres dans le fruit que sur les teneurs en absolu dans chaque compartiment. Le fructose représente une forte proportion des sucres totaux (entre 20 et 30 % des sucres totaux), il peut donc être considéré comme un sucre de réserve tout comme le saccharose (Léchaudel, 2004).

Les teneurs en amidon dans l'épiderme et la pulpe sont semblables, proches de celles du fructose. Elles sont faibles par rapport à celles de la graine.

Les sucres dans la graine, organe de réserve par excellence, sont répartis de façon à présenter les ressources carbonées les plus durables : l'amidon peut y être jusqu'à cent fois plus important que les sucres solubles. Cependant tout comme pour les parties ligneuses de l'arbre, la variabilité observée pour ce sucre est très importante explicable par de possibles différences de maturité entre les fruits prélevés lors de la récolte pour l'échantillonnage.

I.4. Bilan de l'étude sur la répartition spatiale des glucides

Cette analyse a permis de préciser la part relative de chacun des sucres dans les différents compartiments végétatifs de l'arbre. L'amidon est majoritaire dans les parties ligneuses âgées alors que les sucres solubles sont particulièrement présents dans les unités de croissance terminales et dans les feuilles. Le compartiment N3 marque la transition entre ces deux types de compartiments. Les teneurs en amidon dans les compartiments ligneux diminuent avec l'âge du compartiment (teneurs les plus faibles dans les Flushs végétatifs, FV) alors qu'elles augmentent vers les feuilles les plus jeunes. Les teneurs en sucres solubles augmentent dans les compartiments les plus jeunes qui sont métaboliquement les plus actifs.

Le saccharose est le sucre soluble majoritaire et compte tenu des concentrations observées, on peut supposer qu'il peut avoir un rôle de réserve transitoire chez le manguier.

D'autre part, il existe une variabilité importante des quantités d'amidon pour un même compartiment entre les sous-charpentières d'un même arbre. Ce phénomène est lié aux différences importantes de biomasses entre ses sous-charpentières qui laisse supposer un fonctionnement semi-autonome les uns par rapport aux autres.

Ensuite, on remarque un effet de la nature de l'UC sur les réserves carbonées : le saccharose est plus élevé dans les UC fructifères proches d'un puits important que dans celles végétatives ; à l'inverse, l'amidon est plus présent dans les UC végétatives à la fin de la récolte en prévision peut-être du cycle suivant.

Dans les fruits, les sucres solubles sont nettement majoritaires dans l'épiderme et la pulpe avec des proportions très élevées. L'amidon est très important dans la graine et sera utilisé lors de la germination puis de la phase hétérotrophe du développement de la plantule.

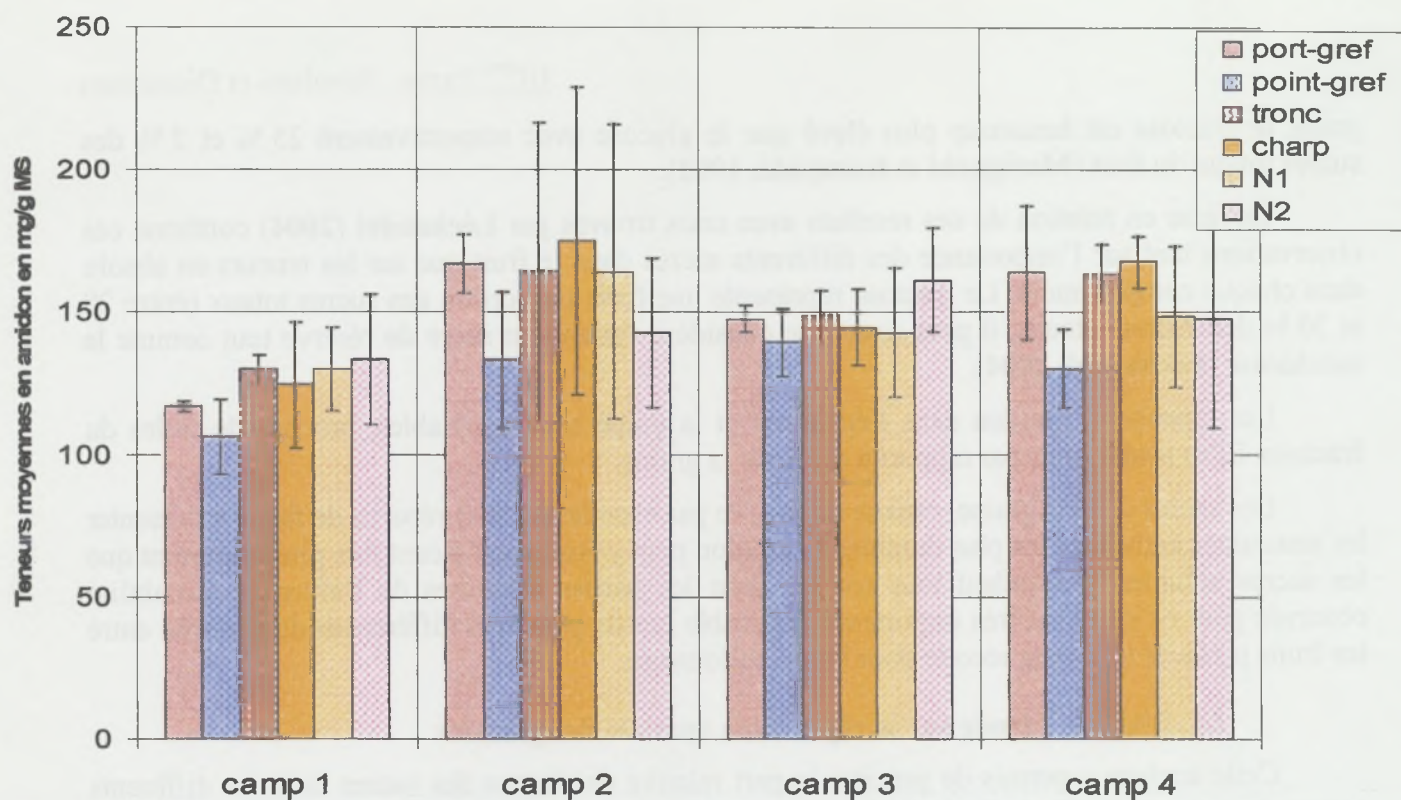


Figure 27 : Evolution des teneurs en amidon dans les compartiments ligneux âgés (du porte-greffe aux bois de niveau N2) du manguier

Les barres verticales représentent les écarts-types calculés pour chacune des valeurs moyennes en sucre.

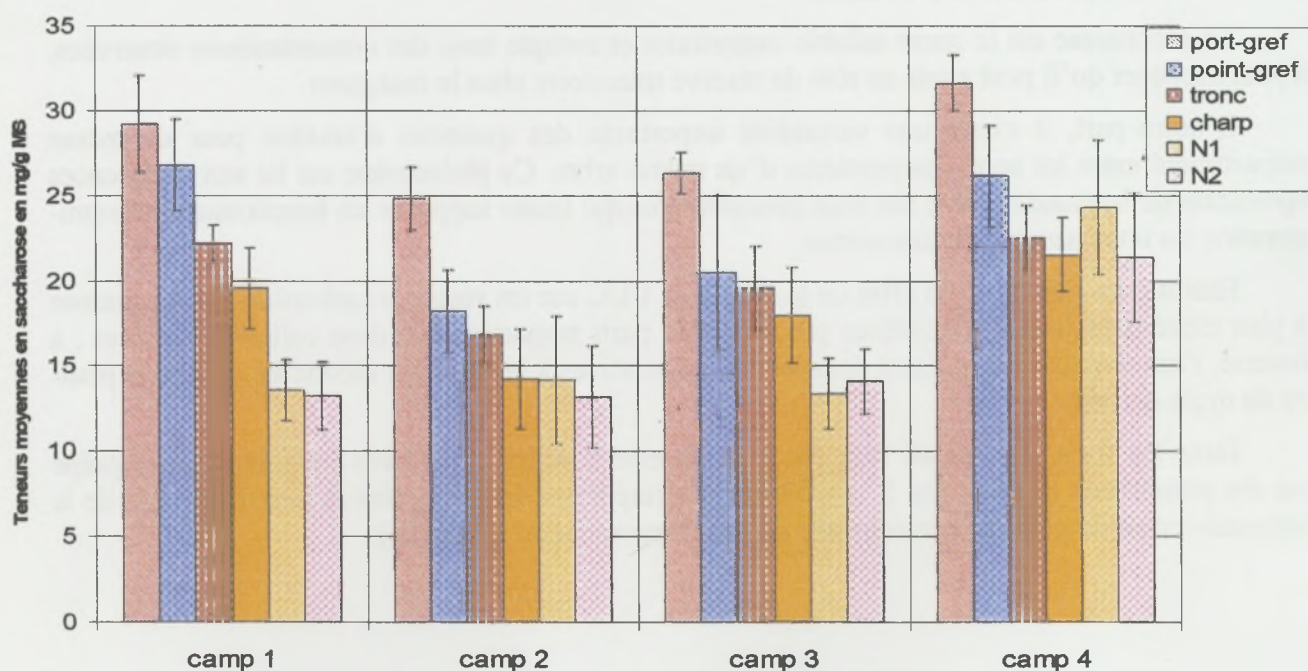


Figure 28 : Evolution des teneurs en saccharose dans les compartiments ligneux âgés (du porte-greffe aux bois de niveau N2) du manguier

Les barres verticales représentent les écarts-types calculés pour chacune des valeurs moyennes en sucre.

II. Evolution saisonnière des sucres au sein des différents compartiments

Dans ce paragraphe, nous nous pencherons particulièrement sur les évolutions des teneurs en sucres au cours du temps pour chacun des compartiments. Nous présenterons tout d'abord les dynamiques générales pour les compartiments ligneux âgés (du porte-greffe aux bois de niveau 2) puis pour les compartiments ligneux jeunes (N3, UCn-1, UCn) et enfin pour les feuilles. Ensuite nous ferons une comparaison des dynamiques pour les unités de croissance de différentes natures et puis nous montrerons les changements dans la répartition des sucres lors du développement de l'inflorescence ainsi qu'au cours de la maturation du fruit.

II.1. Evolution saisonnière des teneurs en sucres au sein des compartiments végétatifs

Les figures présentées dans cette partie représentent les teneurs moyennes pour un sucre donné, pour un compartiment donné, à une campagne donnée. Une étude globale permettant d'observer les évolutions entre compartiments est présentée en *annexe 8*. L'évolution des monosaccharides est très proche de celle du saccharose, nous nous focaliserons davantage sur celui-ci ainsi que sur l'amidon.

II.1.a. Dans les compartiments ligneux âgés

Les différences de teneurs en sucres, entre compartiments successifs, mises en évidence à la fin de la récolte (**paragraphe I.1**) pour les compartiments ligneux âgés se retrouvent également pour les trois autres stades phénologiques étudiés (repos avant floraison, floraison, croissance des fruits) (Cf. Figures 27 et 28). Il se produit ponctuellement, de légères inversions dans l'ordre des teneurs en sucres entre les compartiments mais leur évolution au cours du temps est similaire. Il y a un effet du stade phénologique sur les teneurs. En effet, les analyses de variance réalisées pour les différents compartiments ligneux âgés et pour les feuilles montrent une forte significativité des facteurs étudiés. (Cf. Résultats des analyses de variance en *annexe 9*)

Les évolutions des teneurs en amidon dans chacun des compartiments ligneux au cours du temps sont singulières pour les compartiments point de greffe, N2 et N3 (placé avec les UC) alors qu'il y a une forte homogénéité pour les autres compartiments (Figure 27).

La position du compartiment pourrait être une explication. En effet, le point de greffe est toujours un point critique pour les espèces greffées sur lequel les recherches se sont peu focalisées. Pour cette variété de manguiier, il se produit un étranglement au niveau du point de greffe dans lequel les phénomènes qui s'y produisent sont méconnus.

Le compartiment N3 (Cf. Figure 29) subit une forte diminution des teneurs en amidon au cours du temps contrairement aux autres compartiments ligneux. Elle s'explique par la présence de plus en plus forte de puits aux extrémités de l'arbre. Il se produit une mobilisation des réserves en amidon entre le repos avant floraison et la fin de la récolte des fruits dans les compartiments N3, UCn-1 et UCn. On peut alors se demander si cette mobilisation affecte également les compartiments situés plus en amont de N3 ?

D'après la figure 28, les compartiments ligneux âgés ne semblent pas affectés par ce phénomène. Seul les teneurs en amidon dans le compartiment N2 semblent évoluer d'une façon différente des teneurs dans les autres compartiments ligneux. Cette différence n'est pas mise en évidence statistiquement. L'évolution de ces teneurs ne va tout de même pas dans le même sens que celles de N3. Comme l'ont suggéré Stassen et al. (1997), la demande en éléments de réserves par les puits ne semble pas atteindre les bois les plus anciens. En effet, les mobilisations d'amidon semblent se limiter au compartiment des bois de niveau N3.

L'évolution des sucres solubles dans les compartiments ligneux âgés est très peu prononcée (Figure 27). On observe tout de même une diminution du saccharose à la floraison.

mg/g MS

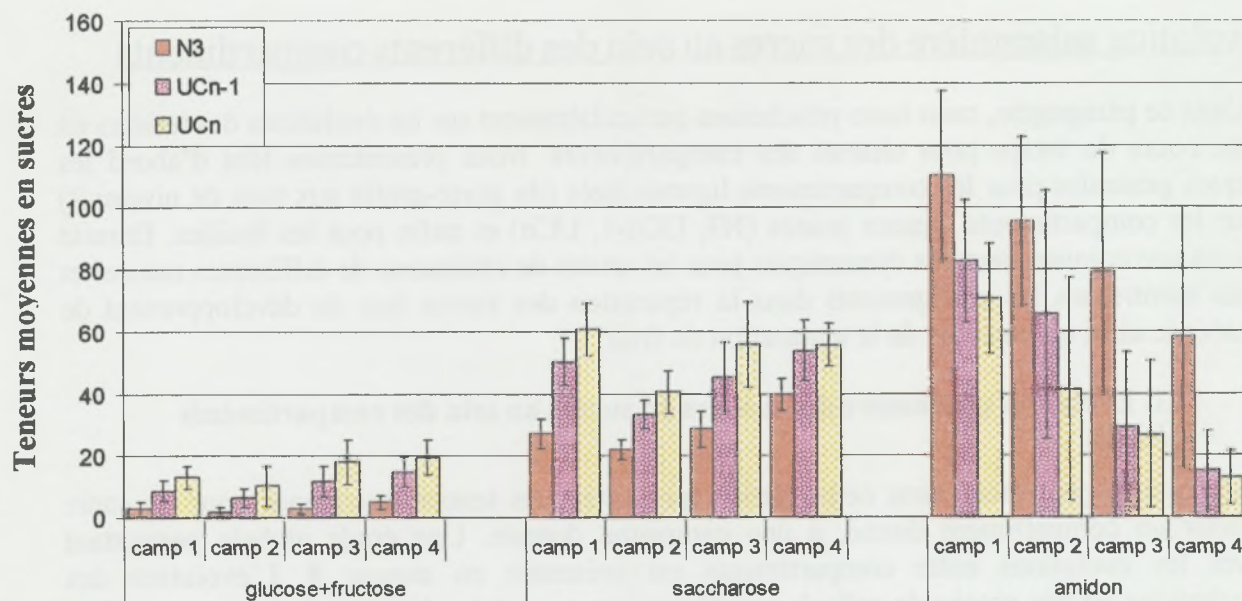


Figure 29 : Evolution des teneurs en sucres dans les compartiments ligneux jeunes (bois de niveau N3 et les unités de croissance) du manguiier

Les barres verticales représentent les écarts-types calculés pour chacune des valeurs moyennes en sucre. Les teneurs en glucose et en fructose ont été réunies.

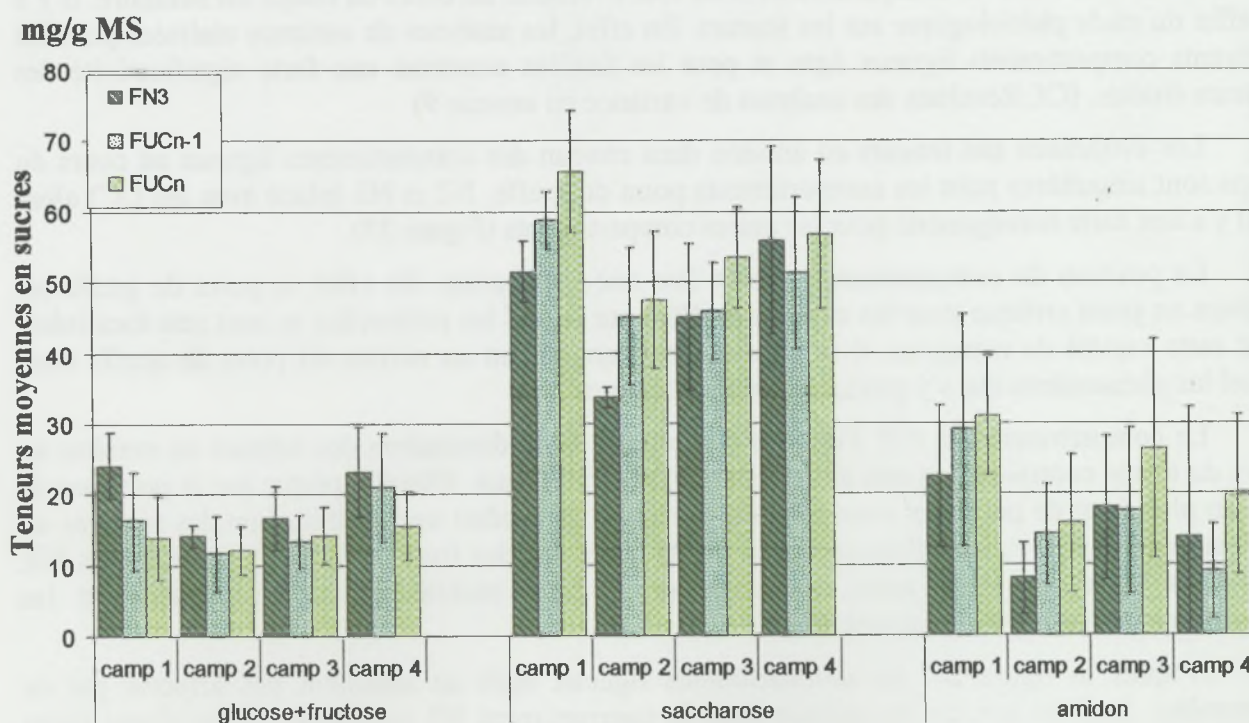


Figure 30 : Evolution des teneurs de chacun des sucres dans les feuilles du manguiier

Les barres verticales représentent les écarts-types calculés pour chacune des valeurs moyennes en sucre. Les teneurs en glucose et fructose ont été réunies.

II.1.b. Dans les compartiments ligneux jeunes

Le gradient des teneurs en sucres mises en évidence à la fin de la récolte (**Cf. Paragraphe I.1**) entre les trois compartiments N3, UCn-1 et UCn se retrouvent lors des autres stades phénologiques étudiés (**Cf. Figure 29**). Il existe entre ces compartiments un effet du stade phénologique sur leurs teneurs en sucres. Mais cet effet n'affecte pas les différences de teneurs mises en évidence entre les compartiments.

Les teneurs en amidon diminuent entre le repos avant floraison et la fin de la récolte (campagne 1 à 4) (**Figure 29**). Les sucres solubles et principalement le saccharose subissent une diminution significative des teneurs à la floraison visible pour chaque compartiment étudié (Résultats des analyses de variance en *Annexe 16*). Comme nous l'avons vu, la floraison est une période critique pour le manguier, de nombreux phénomènes en plus du métabolisme du carbone doivent entrer en jeu à cette période pour expliquer cette diminution.

La diminution d'amidon visible pour les compartiments N3 et UCn est à rapprocher de la présence de puits successifs (inflorescences et fruits) aux extrémités de l'arbre. Cette observation justifie la volonté de rechercher des corrélations entre la charge en fruit et les réserves carbonées (**Cf. Partie III/paragraphe III**). Les travaux de **Stassen et al. (1997)** montrent qu'il se produit une diminution importante des quantités d'amidon dans les grands compartiments de l'arbre (racines, bois, feuilles) entre l'initiation du bourgeon floral et la récolte. Cela confirme nos observations. Cette diminution de l'amidon correspond aux différentes périodes critiques que sont la floraison, la nouaison, le début de l'extension racinaire et de la croissance végétative et le développement des fruits. Ils concluent que d'importantes quantités d'énergie sont nécessaires pour ces événements et que la photosynthèse est incapable de répondre à cette demande par ses propres moyens. Nous avons par ailleurs montré que cette diminution n'affectait pas d'autres compartiments ligneux plus âgés.

II.1.c. Dans les feuilles

Les feuilles ont des teneurs en amidons relativement stables entre le repos avant floraison et la fin de la récolte si ce n'est une légère baisse à la floraison comme pour le saccharose.

L'évolution des teneurs en amidon dans les feuilles est différente de celle dans les compartiments ligneux (**Figure 30**). Cette différence s'avère difficile à expliquer car toutes les études réalisées sur les réserves en amidon du manguier, ne montrent pas de changements pour les feuilles par rapport aux autres compartiments (**Oosthuyse, 2000 ; Stassen, et al., 1997**).

Une explication pourrait venir de la plus faible quantité d'amidon présente dans les feuilles. Cette quantité servirait alors de réserve pour l'organe lui-même et non pour la plante. L'évolution de ce sucre dans les feuilles peut alors être indépendante de celle dans l'arbre entier. D'autre part, l'amidon a un rôle de protection des photosystèmes : il se forme dans les feuilles lorsque les produits issus de la photosynthèse ne peuvent être évacués correctement (en l'absence de puits par exemple). C'est un stockage temporaire afin d'assurer le bon fonctionnement de la photosynthèse. Les variations des teneurs en sucres dans les feuilles sont très variables en fonction du moment de la journée, selon l'importance de la photosynthèse. Cela signifie que le moment de prélèvement des compartiments feuilles sur les différents arbres peut jouer un rôle sur la composition en sucres de celles-ci.

mg/g MS

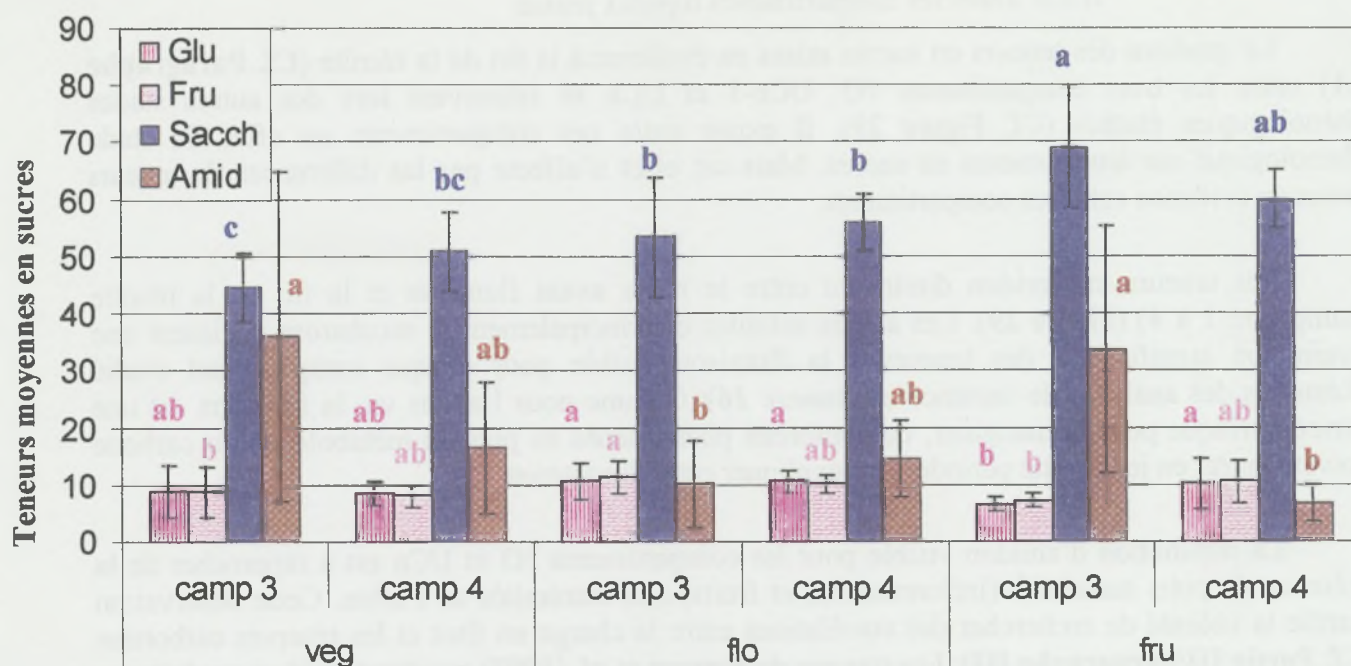


Figure 31 : Teneurs en sucres des UCn en fonction de leur nature végétative, florifère ou fructifère, au cours de la croissance des fruits et à la fin de la récolte

Les analyses de variances sont réalisées de façon indépendante pour chacun des sucres. Les analyses sont effectuées après transformation préalable des valeurs en prenant le logarithme de la valeur réelle. Cette transformation permet de stabiliser la variance qui ne dépend alors plus de la moyenne. Ce sont des analyses à deux facteurs (la campagne et la nature de l'UCn) qui sont utilisées. Les groupes de moyennes correspondent aux groupes de moyennes homogènes obtenus lorsque l'on considère l'interaction entre la campagne et la nature de l'UCn au seuil $\alpha = 5\%$ lors d'un test de Bonferroni. Ils sont présentés pour chacun des sucres par des lettres minuscules.

II.1.d. Influence de la nature des unités de croissances sur l'évolution saisonnière des sucres

Les teneurs en sucres évoluent différemment selon la nature végétative, florifère ou fructifère de l'unité de croissance. L'objectif de ce paragraphe est de voir s'il se produisent des synthèses ou mobilisations de certains sucres dans un même compartiment d'une nature donnée au cours du temps.

Les hexoses sont stables pour chacune des campagnes (croissance des fruits et fin de la récolte) et chacune des natures (végétative, florifère, fructifère), hormis pour la nature fructifère où une légère augmentation peut être observée (Cf. Figure 31).

Le saccharose est plus élevé dans les UC fructifères que dans les UC végétatives ou florifères. Ce phénomène peut s'expliquer par la nécessité d'un transport de sucres vers les fruits, assuré par le saccharose.

Par ailleurs, dans les UC fructifères, l'amidon subit une forte diminution entre la croissance des fruits et la fin de la récolte alors qu'il ne subit aucune variation dans les UC végétatives et florifères. Cette décroissance est probablement liée à la mobilisation des réserves pour la croissance des fruits. Ces observations pourraient signifier de fortes mobilisations des réserves mais très localement. C'est d'ailleurs ce qui a été mis en évidence chez l'oranger et l'avocatier par **Cameron et al. (1945)**. Ils montrent que la quantité de fruits sur l'arbre a un effet significatif sur la quantité d'amidon de l'arbre mais que cet effet se limite aux petites branches et brindilles proches des fruits. Chez le pêcher, **Bussi et al. (2005)** montre que les tiges du pêcher contribuent à la qualité de la pêche selon leur nature. Il observe que la principale source de synthèse de sucres pour aider à la croissance des fruits vient des rameaux latéraux les plus proches.

II.1.e. Bilan de l'évolution saisonnière dans les compartiments végétatifs

L'évolution des teneurs en saccharose dans chacun des compartiments végétatifs du manguiier est similaire. Il se produit une diminution significative de sa teneur dans tous les compartiments à la campagne 2, c'est à dire lors de la floraison. Ce stade, comme nous avons pu le souligner dans la première partie de ce rapport, est un stade clé mais également problématique chez le manguiier. De nombreux phénomènes semblent intervenir à cette période de développement du manguiier. La floraison apparaîtrait comme une période critique dans la gestion des ressources de l'arbre. Des diminutions de la capacité photosynthétique nette ont été mises en évidence à cette période chez le manguiier (**Urban et al., 2004 b**).

L'évolution de l'amidon présente de faibles variations dans les compartiments ligneux âgés et les feuilles alors qu'une diminution constante au cours du temps apparaît pour les compartiments ligneux les plus jeunes (des bois de niveau N3 au UCn) (Figure 29 et *annexe 8*). Les diminutions en amidon dans les bois au cours du cycle phénologique de l'arbre sont courantes. Plusieurs études menées sur des arbres tropicaux et tempérés font ces mêmes observations : **Janardhan et al. (1971)** sur caféier et **Murneek (1933)** sur pommier.

Par ailleurs, il semblerait que des mobilisations très locales interviennent en fonction du puits présent à l'extrémité de la sous-charpentière, on le remarque en comparant les évolutions des teneurs en sucres dans les différentes natures d'UC.

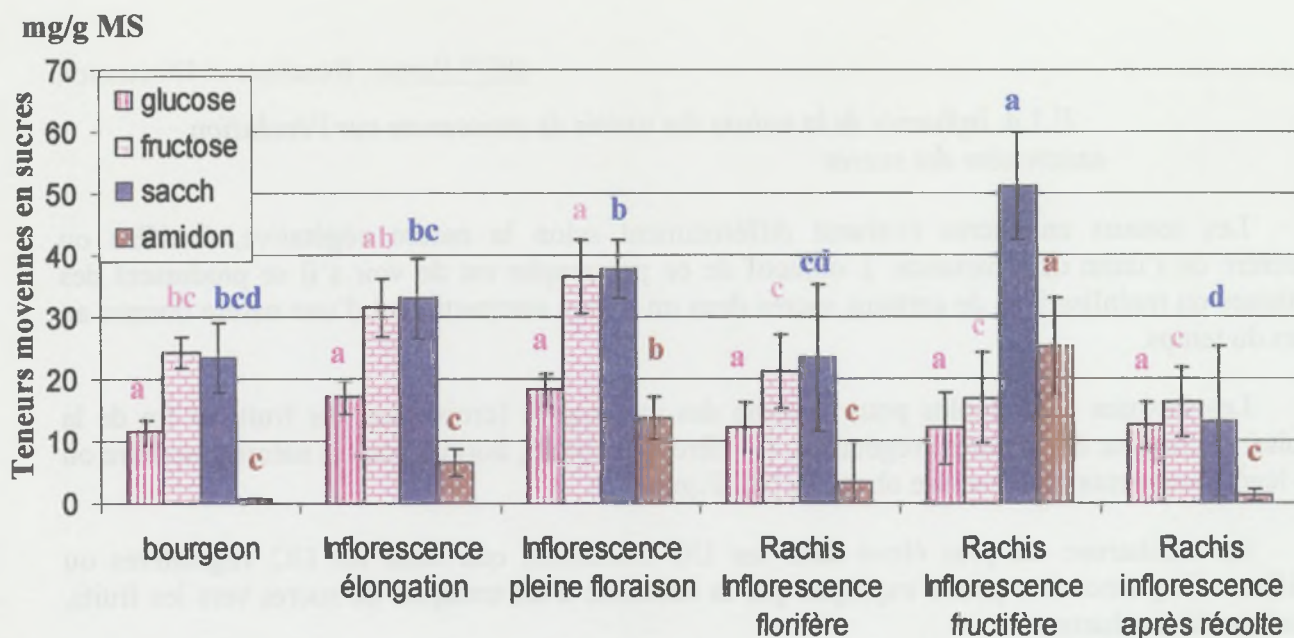


Figure 32 : Evolution des teneurs des différents sucres au cours du développement de l'inflorescence du manguier du bourgeon jusqu'au fruit mature

Les analyses de variances sont réalisées de façon indépendante pour chacun des sucres. Ce sont des analyses à un seul facteur (le type d'inflorescence). Les lettres correspondent aux groupes de moyennes homogènes au seuil $\alpha = 5\%$ lors d'un test de Tukey. Les compartiments rachis de l'inflorescence florifère et fructifère correspondent au rachis deux mois et demi après la floraison. Le compartiment rachis de l'inflorescence après récolte correspond au rachis cinq mois après la floraison.

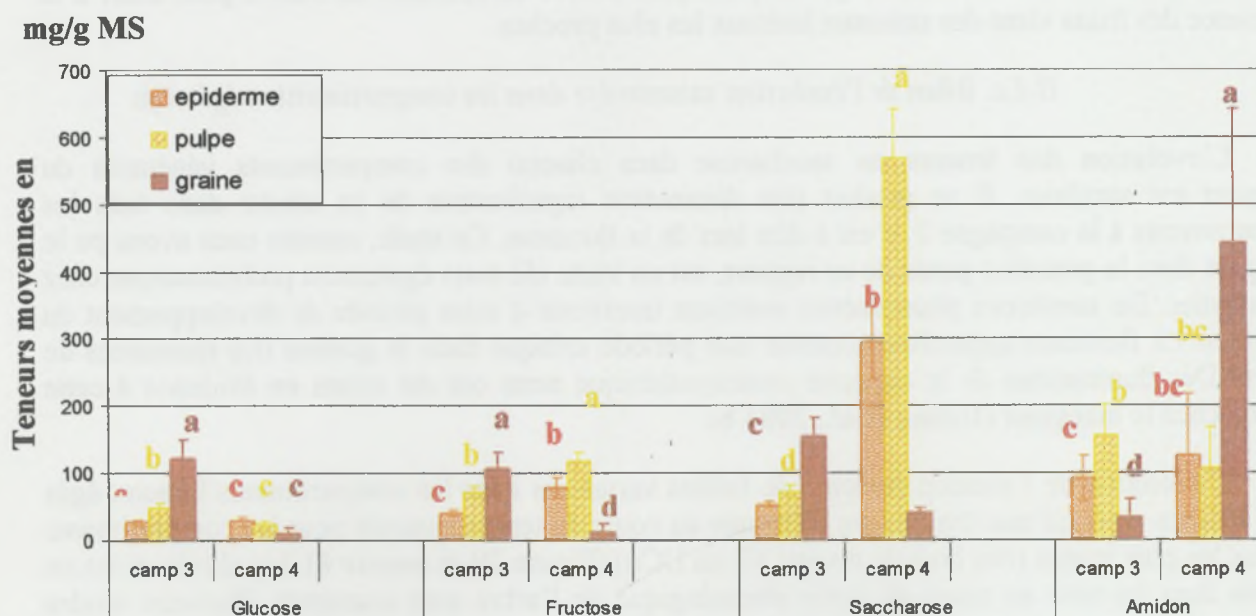


Figure 33 : Evolution des teneurs en sucres dans les différents compartiments du fruit au cours de sa croissance et jusqu'à la récolte la récolte

Les analyses de variances sont réalisées de façon indépendante pour chacun des sucres. Ce sont des analyses à deux facteurs (la campagne et le compartiment du fruit) qui sont utilisées. Les groupes de moyennes correspondent aux groupes de moyennes homogènes obtenus lorsque l'on considère l'interaction entre la campagne et le compartiment du fruit au seuil $\alpha = 5\%$ lors d'un test de Tukey. Ils sont présentés pour chacun des sucres par des lettres minuscules.

II.2. Evolution des teneurs en sucres au cours du développement de l'inflorescence et des fruits

Dans cette partie, nous allons nous intéresser à la dynamique des sucres au cours du temps dans les structures reproductrices du manguiier : les inflorescences et les fruits.

II.2.a. L'inflorescence

A l'aide de la figure 32, Plusieurs observations peuvent être réalisées :

Tout d'abord les teneurs en fructose et saccharose sont similaires pour la majorité des stades de développement, sauf pour le rachis de l'inflorescence devenu fructifère. Le glucose a des teneurs beaucoup plus faibles, principalement lors des premiers stades de développement. L'amidon augmente avec la présence de fruits sur l'inflorescence.

Globalement, les teneurs en sucres augmentent entre la formation du bourgeon et la pleine floraison, moins marquées pour le glucose. Suite à la floraison, une évolution distincte des sucres en fonction de la présence ou non de fruits sur l'inflorescence apparaît. Lorsque l'inflorescence porte des fruits, une forte augmentation du saccharose et de l'amidon (sucres de transport et de réserve) est observée. Par ailleurs ceux-ci sont en diminution significative lorsque l'inflorescence ne porte pas de fruits. Les rachis de l'inflorescence sans fruits ou après la récolte correspondent à des compartiments en cours de dessèchement qui n'ont plus d'activité physiologique marquée. Il s'est probablement produit soit un vidage des sucres vers la plante soit une utilisation des sucres par le rachis lui-même pour son propre métabolisme.

Par opposition à ces deux compartiments en dessèchement, le rachis de l'inflorescence avec fruits correspond au lien existant entre l'UC terminale et le pédoncule du fruit. Par conséquent, tous les assimilats qui vont vers les fruits passent par ce rachis, il joue donc un rôle actif dans le transport des sucres vers les fruits, ce qui explique l'importance du saccharose. Il peut également jouer un rôle de stockage provisoire d'amidon.

II.2.b. Les fruits

Les teneurs de chacun des sucres sont très différentes selon le compartiment (épiderme, pulpe, graine) considéré et le stade de développement du fruit (Cf. Figure 33).

Entre la croissance des fruits et la fin de la récolte, il se produit une forte augmentation des teneurs en sucres spécifiques à chaque compartiment du fruit.

Une augmentation des sucres solubles apparaît, très importante en ce qui concerne le saccharose, au niveau de la pulpe et de l'épiderme entre les campagnes 3 et 4, alors que les teneurs de ces sucres diminuent dans la graine durant la même période. Des études antérieures (Léchaudel, 2004) ont montré que la teneur en saccharose augmente rapidement au cours de la maturation du fruit, ce qui est confirmé ici.

L'évolution de l'amidon, est opposée à celle des sucres solubles. Il est relativement stable, voire en diminution, dans la pulpe et l'épiderme, alors qu'il est en très forte augmentation dans la graine pendant la deuxième partie de la croissance du fruit (les prélèvements pour la campagne « croissance des fruits » ont été effectués deux mois et demi après la pleine floraison).

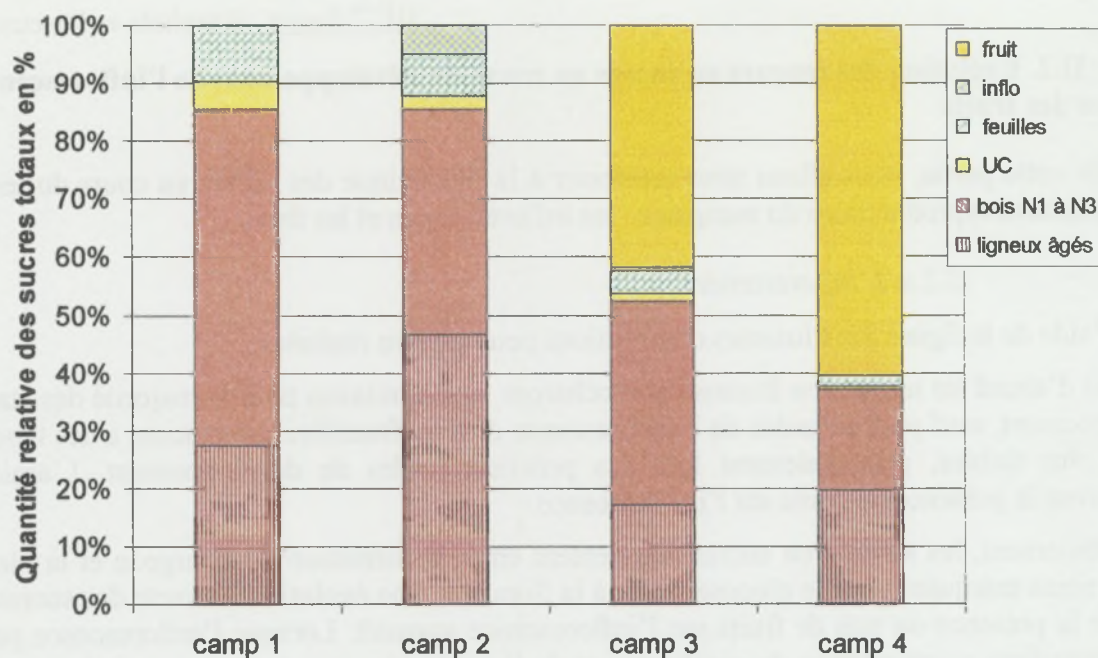


Figure 34 : Quantités relatives des sucres totaux dans les différents compartiments du manguiier au cours des quatre stades phénologiques étudiés

Les quantités sont calculées pour les quatre arbres excavés dont les biomasses de chaque compartiments sont connues. Les sucres totaux correspondent à la somme des quatre sucres étudiés. Le compartiment ligneux âgés regroupe le porte-greffe, le tronc et les charpentières.

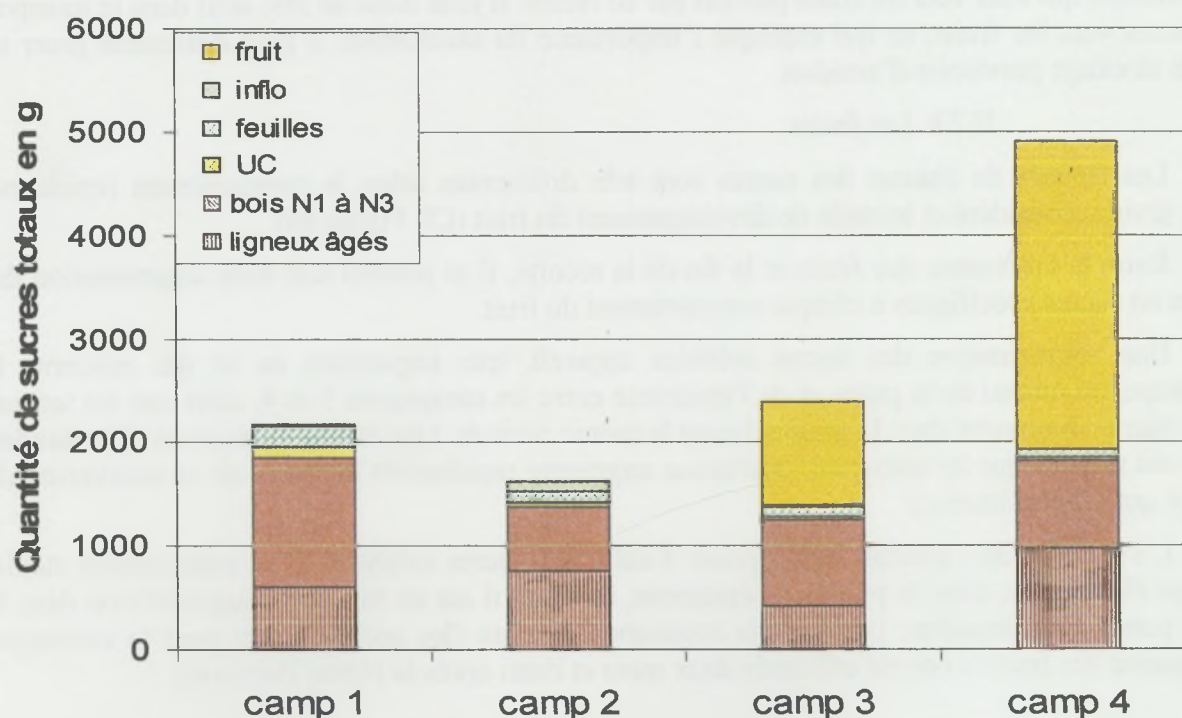


Figure 35 : Quantités absolues de sucres totaux dans les différents compartiments du manguiier au cours des quatre stades phénologiques étudiés

Les quantités sont calculées pour les quatre arbres excavés dont les biomasses de chaque compartiments sont connues. Le compartiment ligneux âgés regroupe le porte-greffe, le tronc et les charpentières.

III. Relations entre les teneurs ou les quantités de glucides stockées et la charge en fruits

L'objectif de cette étude est d'essayer de mettre en évidence des relations pouvant exister entre la charge en fruits présente à la récolte sur une sous-charpentièrre et la teneur ou la quantité de sucres présente dans cette même sous-charpentièrre au même stade ou dans les stades précédents. Il a été choisi de montrer dans un premier temps la force de puits des fruits pour les glucides. Dans un second temps, nous étudierons les relations entre les teneurs et les quantités de sucres dans différents compartiments des sous-charpentièrres et la charge en fruits correspondante. Ensuite, des éléments seront apportés pour essayer d'expliquer les relations observées et les choix des variables.

III.1. Les fruits : un puits de carbone important

Pour l'arbre excavé à la floraison, on a calculé les quantités de chacun des sucres dans les inflorescences en élongation et en pleine floraison présentes sur l'arbre (Cf. Tableau 2) :

| Type d'inflorescence | Quantité de glucose (g) | Quantité de fructose (g) | Quantité de saccharose (g) | Quantité d'amidon (g) |
|--|-------------------------|--------------------------|----------------------------|-----------------------|
| Inflorescence en élongation (IE) | 7,65 | 16,2 | 18,1 | 3,24 |
| Inflorescence en pleine floraison (PF) | 109,8 | 230,2 | 228,9 | 72,8 |

Tableau 2 : Quantités moyennes de sucre dans les inflorescences en élongation et en pleine floraison présentes pour l'arbre entier

Les calculs sont réalisés à partir des valeurs de biomasse obtenues sur le plan excavé A9 lors de la pleine floraison

On observe une réelle augmentation des quantités entre une inflorescence en élongation et une inflorescence en pleine floraison pour chacun des sucres. Ces résultats confirment le fait que l'inflorescence est un puits de carbone très important dans l'arbre. Il est alors évident que l'inflorescence nécessite de grandes quantités de carbones pour assurer son développement.

Par ailleurs la totalité des sucres dans les mangues représente à maturité cinq fois la quantité de sucres totaux dans le fruit immature (Cf. Tableau 3, les sucres totaux correspondent à la somme de la quantité de glucose, de fructose, de saccharose et d'amidon). Cette constatation est également faite dans la poire où la totalité des sucres présents à maturité peut atteindre jusqu'à quatre fois la quantité de sucres présents dans le fruit immature. Les fruits représentent alors un puits très important, mobilisant beaucoup de carbone au cours de leur maturation dans l'arbre.

| Stade phénologique | Quantité glucose (g) | Quantité fructose (g) | Quantité de saccharose (g) | Quantité d'amidon (g) |
|-----------------------|----------------------|-----------------------|----------------------------|-----------------------|
| Croissance des fruits | 365,6 | 508,3 | 576,4 | 1059,6 |
| Fin de la récolte | 379,4 | 1143,7 | 4752,1 | 5805,5 |

Tableau 3 : Quantités moyennes de sucres dans les fruits au cours de leur croissance et à la fin de la récolte pour l'arbre entier

Les quantités sont calculées à partir des poids moyens de fruits présents sur une sous-charpentièrre à la croissance des fruits et à la récolte. Une moyenne des résultats est ensuite effectuée pour les trois arbres étudiés. Il est à noter que le poids de fruit est très variable d'une sous-charpentièrre à l'autre.

Au cours du cycle phénologique de l'arbre, les sucres suivent des dynamiques différentes en fonction des compartiments. Les figures 34 et 35 sont obtenues à partir des quantités de sucre présentes dans chacun des compartiments des arbres excavés (C9, A9, A10, B10). Ils représentent

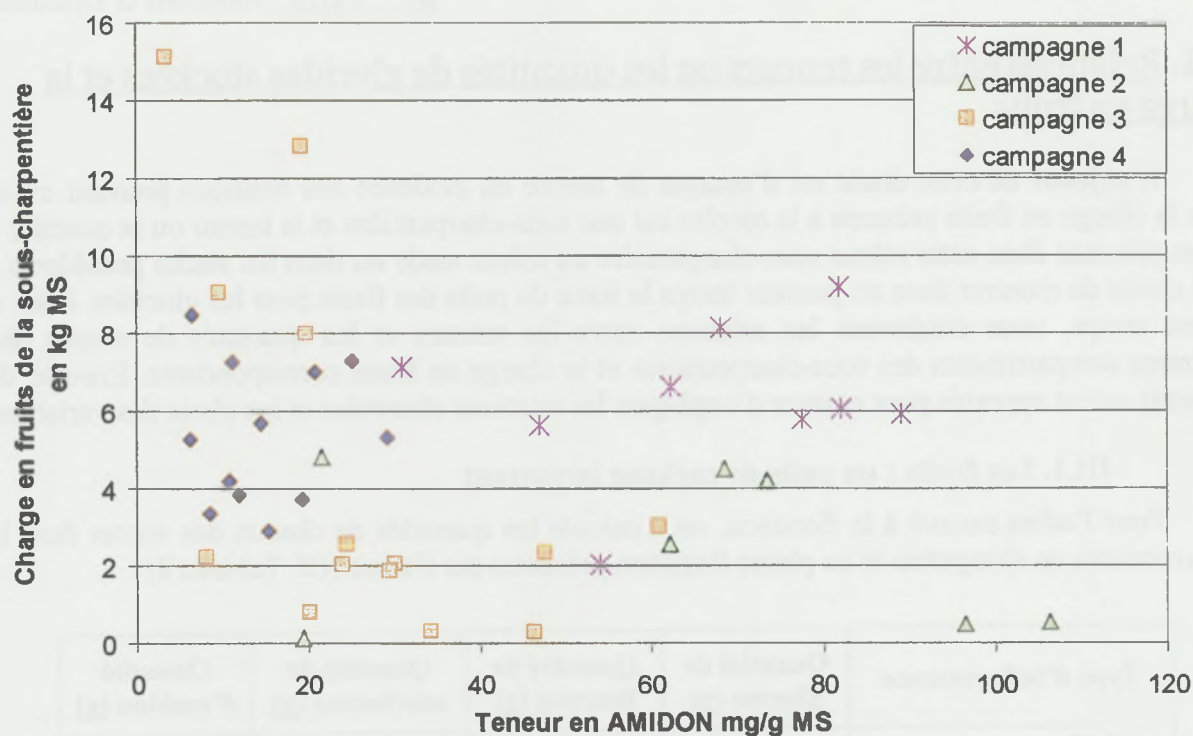


Figure 36 : Relation entre la charge en fruits de chaque sous-charpentière à la récolte et la teneur en amidon dans les UCn correspondantes aux différents stades phénologiques étudiés

Les teneurs en sucres pour les UCn aux campagnes 3 et 4 sont calculées à partir d'une moyenne des teneurs entre les différentes natures d'UCn en fonction de leur importance respective (Cf. partie II/matériels et méthodes)

chacune des campagnes. Les figures présentent les quantités de sucres totaux c'est à dire la somme des sucres solubles et de l'amidon. Certains compartiments sont regroupés afin de faciliter la lisibilité de la figure. La figure 35 correspond aux quantités absolues présentes dans chaque compartiment. La figure 34 présente les quantités relatives de chaque compartiment les uns par rapport aux autres.

L'analyse des quantités absolues en sucres totaux au cours du temps montre que lors de la croissance des fruits et jusqu'à leur récolte, il se produit de fortes mobilisations de sucres dans les fruits sans pour autant entraîner une diminution de la quantité totale de sucres dans l'arbre. La quantité de sucres totaux dans les fruits peut être, à maturité, au moins égale à la totalité des sucres totaux de la partie aérienne de l'arbre (Figure 35). Au cours de leur croissance, d'une façon relative, ils représentent de 40 à 60 % des sucres totaux de l'arbre. Ce phénomène est à la fois lié à l'augmentation de la biomasse des fruits et à l'évolution de leurs teneurs en sucres. Par ailleurs, la part relative des sucres totaux dans les inflorescences à la floraison n'est pas négligeable. Elle peut représenter jusqu'à 5 % des sucres totaux dans l'arbre.

Une augmentation des quantités de sucres totaux dans l'arbre apparaît entre la campagne 3 et la campagne 4 principalement dans les fruits et dans les bois les plus âgés (porte-greffe, tronc, charpentières). Chez le manguier, une étude menée par Stassen et al. (1997) indiquent qu'à maturité, l'amidon présent dans les fruits pourrait atteindre 80 % de l'amidon de l'arbre (racines comprises, ce qui n'est pas le cas pour notre étude). Sans les racines, nous obtenons une proportion de 30 % (Cf. *Annexe 10*) de l'amidon total de l'arbre dans les fruits à maturité. Cette étude (Stassen et al., 1997) précise que l'allocation de l'amidon d'un organe à un autre organe successif de l'arbre n'est pas significative, mais que la croissance des fruits a un impact dramatique sur la mobilisation de l'amidon. Une forte chute de la quantité de carbone dans l'arbre à la récolte est mise en évidence dans plusieurs études (Stassen et al., 1997 ; Janardhan et al., 1971). La perte d'amidon se fait principalement dans les racines et les branches (modèle à trois compartiments). Cette forte perte pourrait être à l'origine du phénomène d'alternance de production.

Cette allocation de carbone vers les fruits laisse à penser qu'il y a des relations fortes entre les fruits et leur rendement final et l'arbre au niveau des échanges en carbone. Il est donc intéressant d'essayer de trouver ces relations qui, si elles existent, pourraient fournir des éléments de réponse aux différents problèmes intervenant dans la culture du manguier à savoir l'alternance, la faible nouaison malgré une forte floraison.

III.2. Relations entre les teneurs et les quantités de sucres et la charge en fruits de la sous-charpentièrre à la récolte

III.2.a. Teneurs en sucres et charge en fruits à différentes échelles de l'arbre et à différents stades phénologiques

Cette étude relie les teneurs en sucres présentes dans chaque compartiment de la sous-charpentièrre aux différents stades phénologiques et la quantité de fruits matures produits par cette même sous-charpentièrre. Cette étude pourrait permettre de voir si un lien fort existe entre ces deux paramètres. L'étude a été réalisée pour chacun des sucres étudiés dans chaque compartiment des sous-charpentières. La charge en fruit est exprimée en kg de matière sèche et les teneurs en mg/g MS.

Les calculs utilisés pour obtenir les figures qui suivent sont détaillés en *Annexe 4 et 5*. Globalement les résultats et les observations donnent peu d'indications. Seuls quelques graphiques sont présentés dans le texte, d'autres sont placés en *Annexe 11*.

Les teneurs en amidon sont variables au sein de chaque campagne (Cf. Figure 36). Elles ont des niveaux moyens qui évoluent au cours du temps (Cf. **partie III, paragraphe II.1.a et II.1.b**). La présence de fruits dans l'arbre (campagnes 3 et 4) entraîne une diminution de la teneur moyenne en amidon ainsi qu'une diminution de sa variabilité. Les teneurs en amidon de la campagne 4

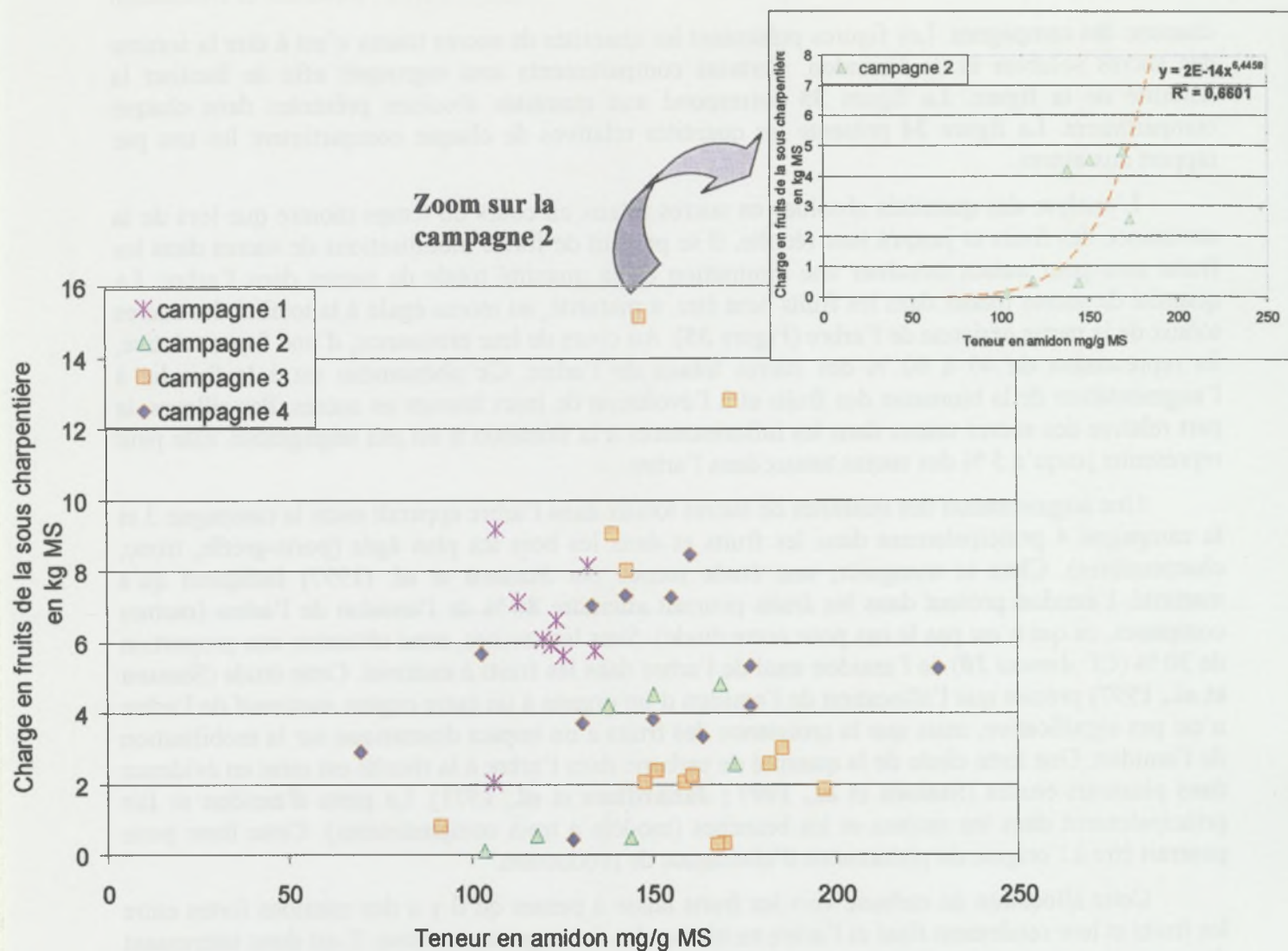


Figure 37 : Relation entre la charge en fruits de chaque sous-charpentière à la récolte et la teneur en amidon dans les bois de niveau N2 correspondant aux différents stades phénologiques étudiés. Le stade pleine floraison (campagne 2) est détaillé sur un second graphique

semblent assez homogènes alors que les charges en fruits sont plus variables. Par contre, quand il n'y a pas de fruits (campagnes 1 et 2), les teneurs moyennes en amidon dans les UC sont plus élevées et plus variables.

Plusieurs hypothèses sont possibles suite à ces observations. A la floraison, il n'y a pas de distinction faite lors de l'échantillonnage entre les natures des UC (végétatives et florifères). Or il y a, à ce stade, des UC restées végétatives et des UC florifères. La variabilité des teneurs à cette campagne peut venir du mélange des échantillons de natures différentes (végétative et florifère). Ce n'est pas forcément évident car une étude sur les différentes natures des UC pour les campagnes 3 et 4 ne montre pas de grande différence dans la répartition des valeurs pour chaque nature. Cette variabilité peut alors venir soit de l'orientation de la sous-charpentière, soit du « souvenir » d'une production importante en fruits l'année précédente. Ce ne sont que des hypothèses qui pourraient être à vérifier au cours de futurs travaux.

La variabilité des teneurs en amidon dans les UCn à la campagne 2 se montre très étendue alors que la variation des rendements obtenus est faible et assez homogène. Il apparaît par contre, que lorsqu'il y a des fruits sur l'arbre, la variabilité est moins forte. Cela pourrait s'expliquer par la force de puits des fruits. Leur présence aurait alors tendance à diminuer les teneurs et à les homogénéiser.

D'autre part, on suspecte une relation positive entre la teneur en amidon de l'UCn à la campagne 1 (repos avant floraison) et sa charge en fruits. Cette relation, même si elle est faible, va dans le sens d'un effet positif des réserves carbonées sur la floraison et la charge en fruits.

Par opposition à la campagne 1, on pressent une relation négative entre la teneur en amidon et la charge en fruits à la campagne 3, croissance des fruits. Plus la charge en fruits est élevée plus les teneurs en amidon dans les UCn sont faibles. Cette observation s'explique par la proximité des UCn par rapport aux fruits. Les UCn sont le compartiment de réserve le plus proche des fruits qui à cette campagne sont en pleine croissance, ils mobilisent donc fortement ces réserves.

Par contre dans les branches de niveau 2 (Cf. Figure 37), les relations entre teneur en amidon et charge en fruits sont bien différentes de celles existant dans les UCn. On note qu'au repos avant floraison (campagne 1), les teneurs en amidon sont peu variables alors qu'une variabilité maximale est observée à la fin de la récolte (campagne 4). Cette observation pourrait suggérer une variabilité induite par la charge en fruits propre à chaque sous-charpentière, mais il n'apparaît pas une telle relation sur le graphique. Cette variabilité est probablement liée à d'autres facteurs que la charge en fruits.

Il semblerait que ce soit davantage à la campagne 2 (Figure 37) que les teneurs en amidon aient un lien avec la charge en fruits. Il apparaît en effet une relation positive entre ces deux variables. A ce niveau dans la structure ligneuse de l'arbre, les effets de la charge en fruits sur les teneurs en amidon sont moins prononcés que dans les UCn qui sont plus proches des fruits. Cette observation complète l'observation faite dans le paragraphe précédent sur l'évolution au cours du temps des teneurs en amidon (Cf. paragraphe II.1.b).

Suite à l'analyse des ces figures, il est intéressant de voir que certains travaux menés par **Patel (1970)** sur le caféier ont montré une relation forte entre la teneur en amidon dans le bois de l'arbre tout au long du cycle phénologique et le poids sec des fruits récoltés. Il a de plus obtenu des corrélations significatives entre les pourcentages d'amidon dans les feuilles et le poids secs des fruits récoltés. Il est donc possible qu'une telle relation existe chez le manguier, mais pour cela il faudrait réaliser une étude beaucoup plus fine et précise que celle réalisée au cours de ce projet par exemple en effectuant un suivi au cours du temps des différents compartiments le long d'une même branche, jusqu'aux fruits portés par celle-ci.

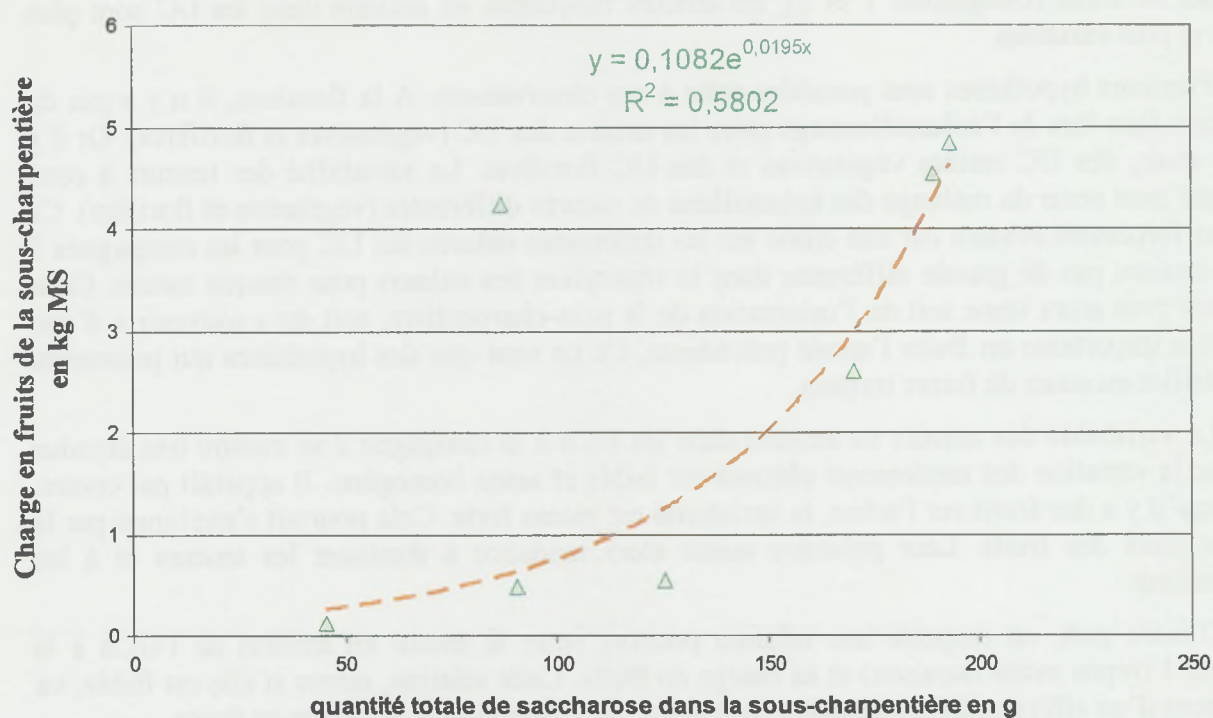


Figure 38 : Relation entre la charge en fruits à la récolte (campagne 4) dans les sous-charpentières et la quantité totale de saccharose présente dans ce compartiment à la floraison (campagne 2)

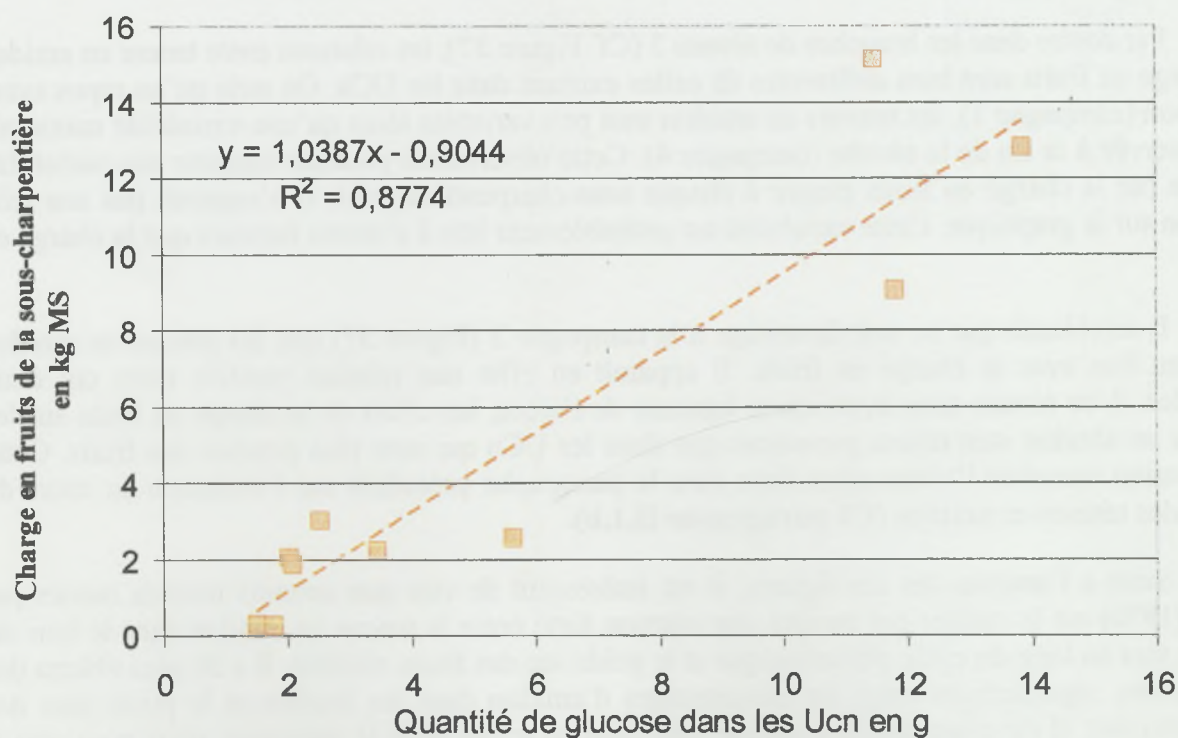


Figure 39 : Relation entre la charge en fruits de la sous-charpentière à la récolte (campagne 4) et la quantité totale de glucose dans les UCn correspondantes au stade croissance des fruits (campagne 3)

III.2.b. Quantités de sucres et charge en fruits

Pour compléter la première étude faite sur les teneurs en sucres, une seconde étude est réalisée sur les relations entre les quantités de sucres, totales ou par compartiment de la sous-charpentièrre et la charge en fruits de celle-ci.

La figure 38 présente la quantité totale de saccharose dans la sous-charpentièrre à la floraison en fonction de la charge en fruits présente sur celle-ci à la fin de la récolte. La figure 39 présente la quantité de glucose dans les UCn au moment de la croissance des fruits en relation avec la charge en fruits de la sous-charpentièrre à la fin de la récolte. Ces deux figures ont été choisies car elles illustrent les deux meilleures relations obtenues parmi tous les triplets (sucre x compartiment x campagne) testés. Il apparaîtrait une relation positive entre la quantité de sucre de ces compartiments et le rendement observé.

La figure 38, montre que si la quantité de sucre présente à la floraison est élevée alors le rendement aura plus de probabilité d'être élevé. C'est le cas pour les quantités totales de saccharose et d'amidon présents dans la sous-charpentièrre (Cf. *Annexe 12*). Cette observation confirme l'hypothèse de l'effet positif des réserves carbonées sur la floraison et la charge en fruits. D'autres relations sont beaucoup moins évidentes si l'on considère les compartiments de la sous-charpentièrre individuellement.

La relation obtenue sur la figure 39 montre également une relation positive entre la charge en fruits et la quantité totale de glucose dans les UCn mais cette fois pendant la croissance des fruits, c'est à dire en présence de fruits sur l'arbre. Dans ce cas, c'est plutôt la charge en fruit qui expliquerait les quantités de sucres observées. Une autre relation positive semble apparaître à la campagne 3 entre les quantités de glucose et de saccharose dans les UC et la charge en fruits (Cf. *Annexe 15*). Cela pourrait vouloir dire qu'une relation existe mais très localisée vers les extrémités et que les fruits présents sur l'arbre affectent les réserves carbonées les plus proches.

Des relations entre la charge en fruits et la quantité de sucres dans les compartiments de la partie aérienne de l'arbre apparaissent mais elles ne sont pas simples à mettre en évidence. Cela peut montrer que d'autres phénomènes interviennent. Cette étude ne traite que les parties aériennes, une étude intégrant les parties racinaires pourraient fournir de nouveaux éléments. **Stassen et al., (1997)** montrent que chez le manguier la croissance des fruits interviennent quand les réserves ont déjà atteint un niveau bas (suite à la floraison, la nouaison et l'extension racinaire), les fruits sont donc fortement dépendants de la production d'assimilats réalisée par la photosynthèse. (**Stassen et al., 1997**). D'un autre côté, certaines études portant sur des arbres fruitiers ont montré l'importance des feuilles de proximité sur le rendement en fruits de l'arbre. Par exemple, les sucres présents dans la pomme sont principalement fournis par les assimilats produits par la photosynthèse des feuilles les plus proches (**Murneek, 1934**).

D'un autre côté, le rapport feuilles/fruits semble lui aussi jouer un rôle déterminant dans le rendement des fruitiers. Il a été prouvé que le poids des kiwis est davantage gouverné par le rapport feuilles/fruits que par le nombre absolu de fruits dans l'arbre ou le nombre de feuilles (**Snelgar et al., 1986**). C'est également prouvé chez le manguier (**Léchaudel et al., 2005 ; Léchaudel, 2004**). On pourrait alors penser que certaines pratiques culturales telle la taille et l'éclaircissage des fruits ont un rôle important à jouer dans la distribution des assimilats lors de la croissance des fruits. Cette influence a été mise en évidence chez le pêcher (**Bussi et al., 2005**) mais pas de façon précise chez le manguier.

Les résultats présentés dans cette partie pourraient être biaisés par le fait que les variables étudiées, la quantité de sucre dans un compartiment ou dans la sous-charpentièrre et la charge en fruits de celle-ci sont a priori toutes deux corrélées à la dimension de la sous-charpentièrre. Nous allons donc maintenant nous intéresser aux corrélations entre la taille de la sous-charpentièrre et ces deux variables, puis revoir les relations précédentes en fonction de ces résultats.

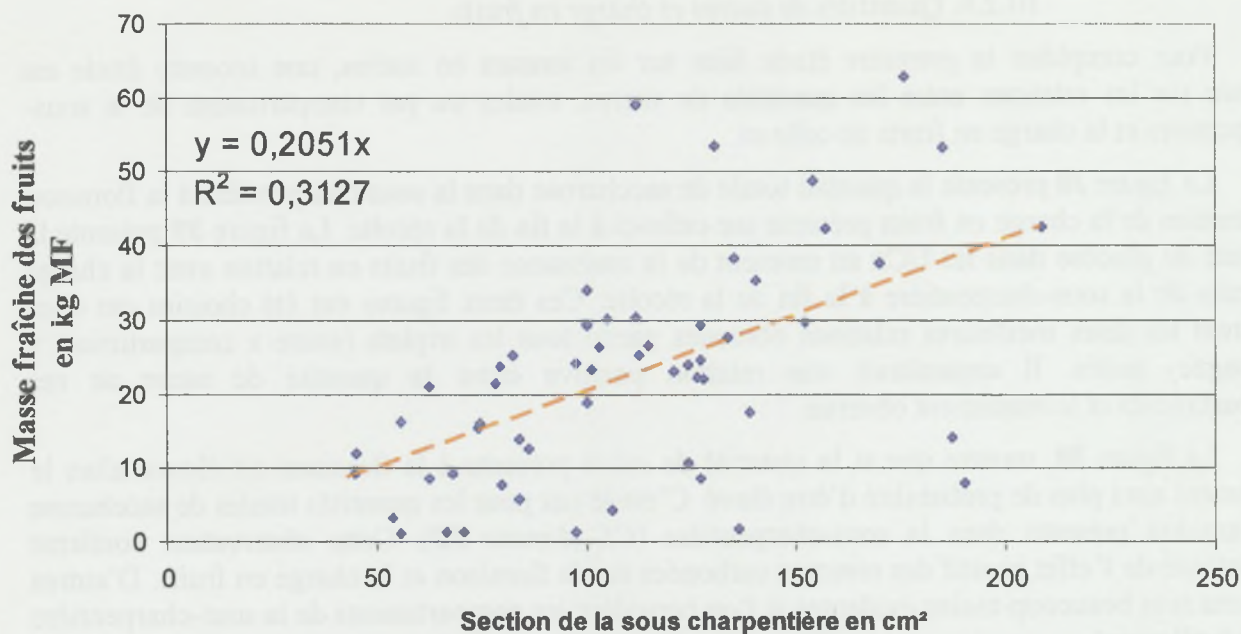


Figure 40 : Relation entre la quantit  de fruit pr sente sur la sous-charpenti re (kg MF)   la r colte et la section (cm²) de celle-ci

La droite de tendance ne montre pas une probabilit  tr s forte de cette relation mais une analyse par r gression lin aire montre une forte significativit . Seuls quelques points particuliers s' cartent du nuage de points et d'autres facteurs influencent cette relation (incidents climatiques par exemple)

III.3. Relations entre les quantités de sucres et la charge en fruits avec la section de la sous-charpentièrre

La variable indicatrice de la taille de la sous-charpentièrre utilisée est sa section à sa base, estimée à partir de sa circonférence relevée lors des échantillonnages.

III.3.a. Relations entre la section de la sous-charpentièrre, la biomasse des compartiments et la charge en fruits de la sous-charpentièrre

D'après l'étude réalisée par **Damour (2003)** sur les plants de manguiers excavés lors de l'échantillonnage, une relation allométrique forte existe entre la section à la base de la sous-charpentièrre et sa biomasse. Ces relations sont valables aussi bien pour la biomasse totale de la sous-charpentièrre que pour les biomasses individuelles de ses compartiments végétatifs.

Il apparaît une relation significative entre la section de la sous-charpentièrre et sa charge en fruits (figure 40, $P < 0,001$) : 31 % de la variabilité de la charge en fruit est expliquée par la section de la sous-charpentièrre. La forte variabilité des points autour de cette relation indique que d'autres facteurs influencent la charge en fruits (par exemple, le climat et les incidents qu'il peut provoquer). Certaines sous-charpentièrres de diamètre important peuvent avoir une charge en fruits très faible et inversement, de petites sous-charpentièrres peuvent avoir une relativement forte production. De façon similaire, des études faites sur des manguiers de la variété Sensation montrent qu'une corrélation significative existe entre la circonférence du tronc, la biomasse sèche totale de l'arbre, le volume de la canopée et le rendement en fruits de l'arbre pour une année donnée (**Stassen et al., 2000**).

III.3.b. Etude des relations entre les teneurs en sucres et les sections des sous-charpentièrres

Les figures 41, 42 et 43 mettent en relation les teneurs en glucose, saccharose et amidon dans le compartiment N2 avec la section de la sous-charpentièrre correspondante pour les quatre stades phénologiques étudiés. Toutes les relations ne sont pas présentées : le même genre de relation est obtenu pour les autres compartiments et sucres.

Pour une campagne donnée, il n'apparaît pas de relation entre la teneur en sucre du compartiment et la section de la sous-charpentièrre (c'est à dire la taille du compartiment). La section de la sous-charpentièrre n'est donc pas un facteur explicatif de la variabilité des teneurs en sucres dans les compartiments à un stade phénologique donné, elles sont donc indépendantes du volume dans lequel les sucres se trouvent. Cette observation nous permet de valider notre étude concernant les relations entre la charge en fruits et les teneurs en sucres. Le facteur biomasse (ou section) de la sous-charpentièrre ne biaise pas les résultats obtenus précédemment (**paragraphe III.2.**).

Cependant, dans la figure 42, pour une même section, les teneurs en sucres varient en fonction des campagnes. Par exemple, pour la campagne 3, les teneurs en saccharose sont toujours supérieures aux teneurs des autres campagnes quelque soit la section de la sous-charpentièrre considérée. Ces observations confirment les résultats obtenus précédemment sur la dynamique des sucres au cours du temps. La section n'intervient donc pas dans ces observations.

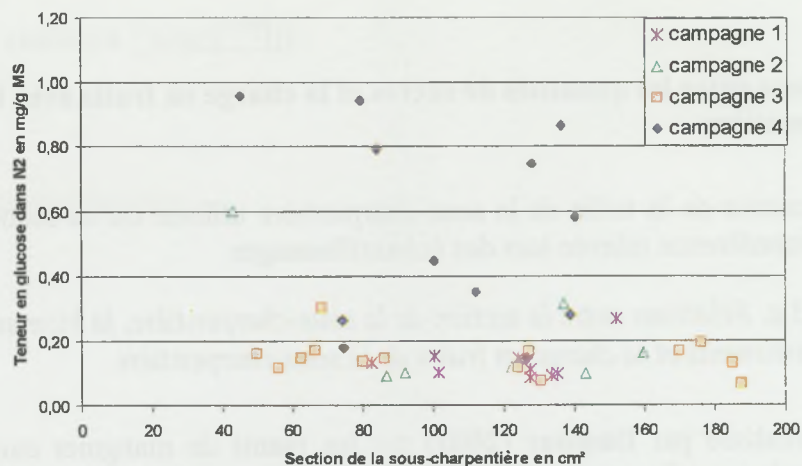


Figure 41 : Relation entre la section de la sous-charpentière (cm^2) et la teneur en glucose (mg/g MS) dans les bois de niveau 2 aux cours des différentes campagnes

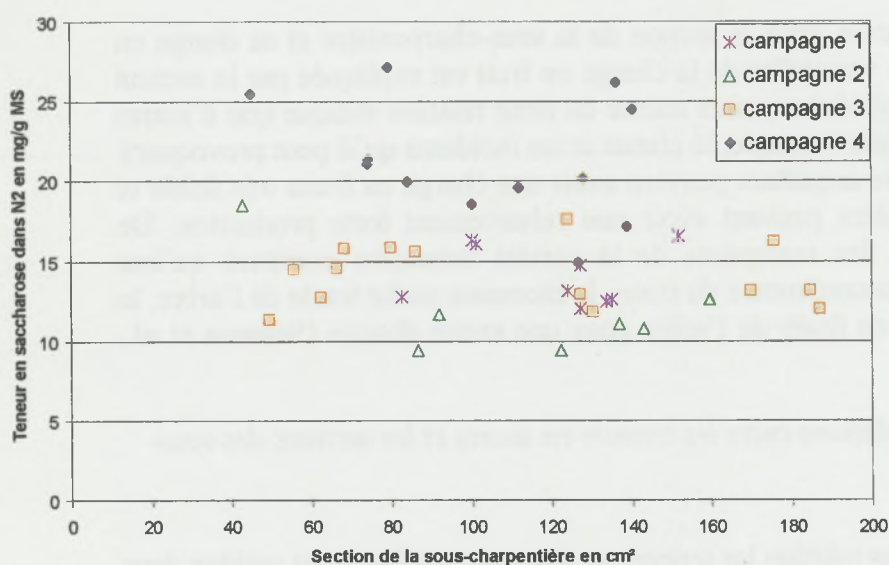
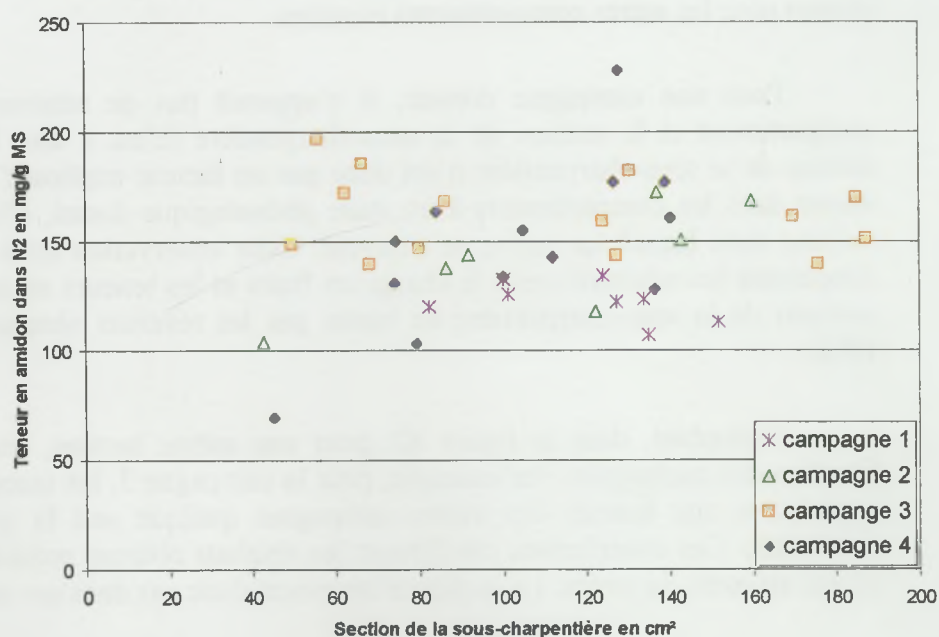


Figure 42 : Relation entre la section de la sous-charpentière (cm^2) et la teneur en saccharose (mg/g MS) dans les bois de niveau 2 aux cours des différentes campagnes

Figure 43 : Relation entre la section de la sous-charpentière (cm^2) et la teneur en amidon (mg/g MS) dans les bois de niveau 2 aux cours des différentes campagnes



III.3.c. Relations entre les quantités de sucres et les charges en fruits pondérées par la taille des sous-charpentières

D'après l'étude précédente concernant des relations entre la section de la sous-charpentièrre, la biomasse des compartiments et les quantités de sucres, on observe :

- une relation positive entre la section de la sous-charpentièrre et la biomasse (= le volume) de la sous-charpentièrre dans sa totalité, et de ses compartiments pris un à un
- une relation positive entre la section de la sous-charpentièrre et sa charge en fruits l'année des observations
- que les teneurs en sucres sont indépendantes de la taille (= biomasse ou volume) du compartiment

Il y a donc un biais possible dans les relations entre charge en fruits et quantités de sucres présentées au paragraphe III.1. Cela s'explique car ces deux variables sont corrélées positivement à une autre variable qui est la section de la sous-charpentièrre. Pour s'affranchir de ces corrélations avec la section de la sous-charpentièrre dans l'étude des relations entre la charge en fruits et les quantités de sucres, on pondère ces deux variables par la section de la sous-charpentièrre correspondante.

Les figures 44 et 45 mettent en relation les mêmes variables que celles présentées au paragraphe III.2.b. mais après une pondération par la section des sous-charpentières. La relation linéaire de la figure 45 entre la quantité pondérée de glucose dans les Ucn à la campagne 3 (croissance des fruits) et la biomasse pondérée des fruits à la récolte, est semblable à celle obtenue sans les pondérations (Figure 39). Toutefois la corrélation est un peu moins forte ($R^2 = 0,688$ contre $R^2 = 0,87$). Il existe donc une relation forte entre ces deux variables qui n'est pas liée à la taille des sous-charpentières. Des relations similaires sont observables pour le saccharose (annexe 15) et le fructose. L'exportation des sucres vers les fruits pourrait être une explication. S'il y a plus de fruits, le transfert des sucres vers ces fruits s'intensifie et ils transitent donc par les UCn. Une autre hypothèse, non exclusive de la précédente, serait que plus de fruits pourraient entraîner une plus forte photosynthèse à proximité et un vidage plus rapide des sucres des feuilles vers les puits.

Par contre la figure 44 présente la quantité pondérée de saccharose à la floraison dans les sous-charpentières en relation avec la charge en fruits de la sous-charpentièrre pondérée par sa section. Les résultats apparaissent opposés à ceux précédemment obtenus (Figure 38) : plus la quantité de saccharose présente à la floraison est importante plus le rendement obtenu serait faible. Il en est de même pour l'amidon dans les sous-charpentières (Annexe 13). La section de la sous-charpentièrre aurait masqué la réelle relation visible sur cette figure 44.

III.4. Bilan sur les relations entre les glucides et la charge en fruits de la sous-charpentièrre à la récolte

Il se produit une accumulation de sucres totaux dans les fruits au cours de leur croissance qui peut être égale à la totalité des sucres totaux présents dans l'arbre à la récolte. Ils représentent donc, ainsi que les inflorescences, un puits de carbone très important.

Plus la biomasse de la sous-charpentièrre est élevée plus celles de ses compartiments végétatifs le sera et plus sa charge en fruits sera importante.

Enfin, il semble apparaître une relation négative entre la quantité en saccharose et amidon à la floraison (valeurs pondérées par la section), et la charge en fruits à la récolte dans la sous-charpentièrre. Alors que la relation inverse peut être établie avec les teneurs en sucres dans certains compartiments.

En présence de fruits, les teneurs en amidon sont plus faibles mais leur répartition est plus variable, c'est l'inverse en l'absence de fruits. Ils auraient un lien avec la répartition des glucides dans les différents compartiments de l'arbre.

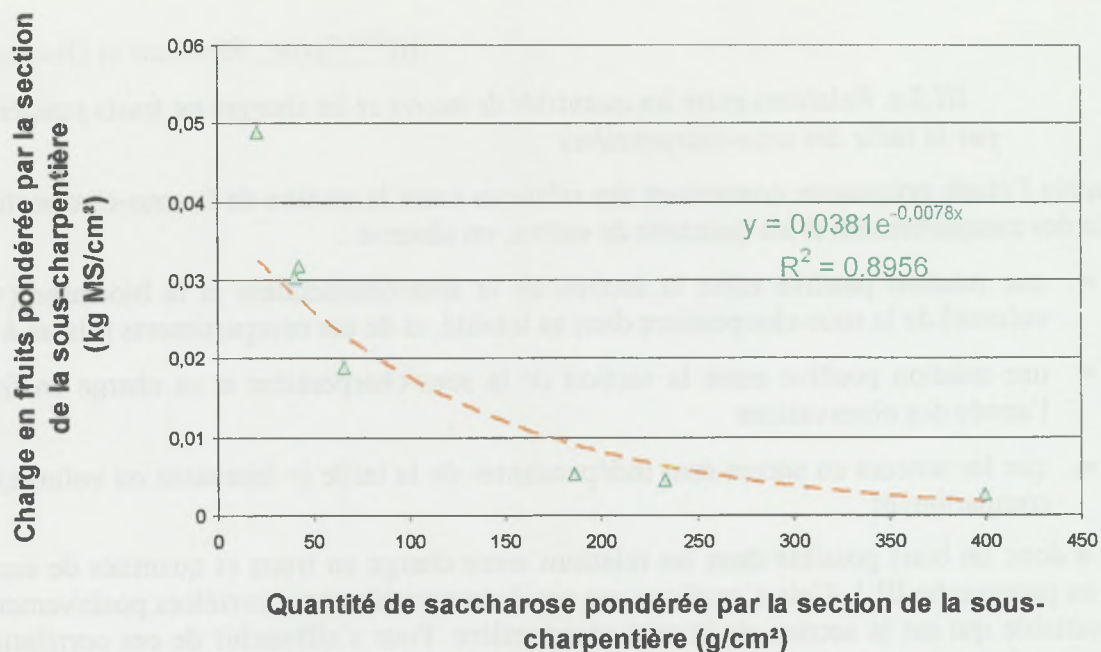


Figure 44 : Relation entre la quantité totale de saccharose dans la sous-charpentièr pondérée par sa section à la floraison et la charge en fruits portée par la sous-charpentièr à la récolte pondérée par sa section

La pondération permet d'éliminer le biais provoqué par les dimensions de la sous-charpentièr qui influencent à la fois les quantités de saccharose et la charge en fruits

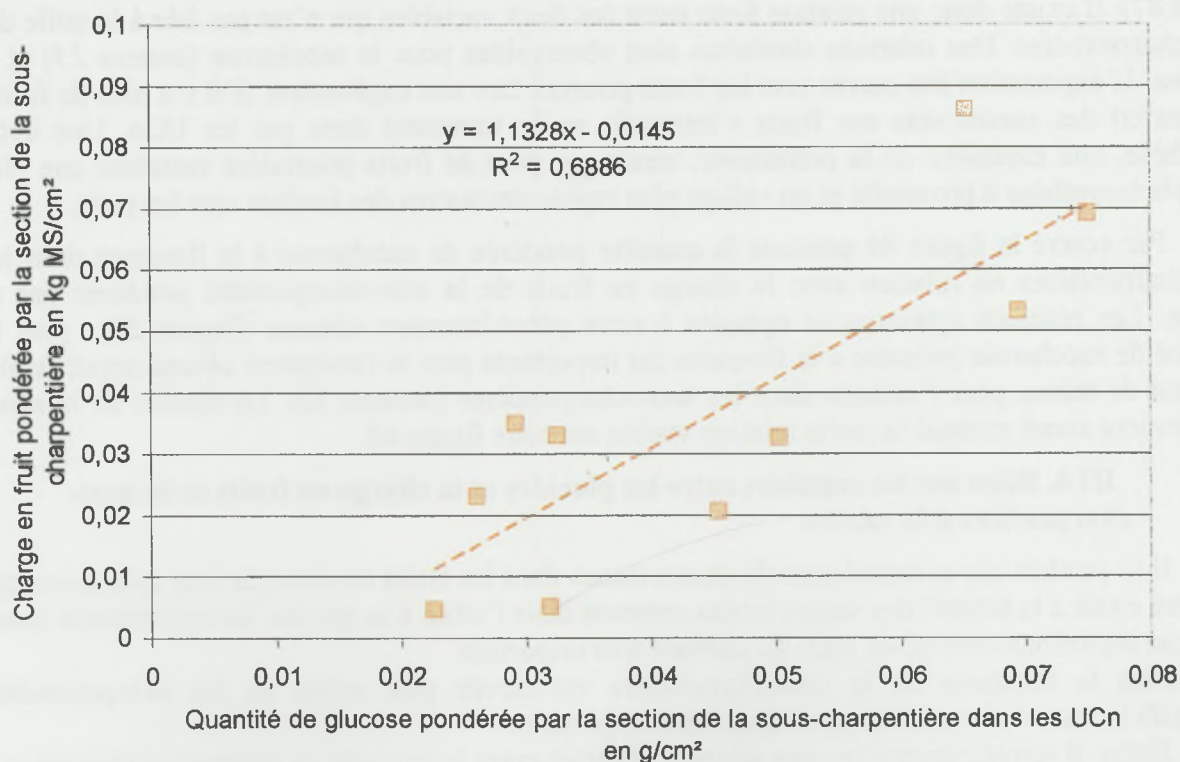


Figure 45 : Relation au stade croissance des fruits entre la quantité de glucose dans les UCn pondérée par la section de la sous-charpentièr correspondante et la charge en fruits portée par cette sous-charpentièr pondérée par sa section

La pondération permet d'éliminer le biais provoqué par les dimensions de la sous-charpentièr qui influencent à la fois les quantités de glucose et la charge en fruits

IV. Conclusion et perspectives

Ce travail a permis de préciser la localisation et l'évolution des réserves carbonées dans les parties aériennes du manguier entre le repos avant la floraison et la fin de la récolte. En revanche la recherche de relations entre ces réserves et la charge en fruits n'a pu aboutir qu'à des hypothèses encore fragiles.

Un gradient de teneurs en sucres existe entre les différents compartiments aériens de l'arbre. Les concentrations les plus élevées en amidon sont localisées dans les compartiments ligneux les plus âgés alors que les concentrations les plus élevées en sucres solubles se trouvent dans les parties ligneuses les plus jeunes et dans les feuilles. Ces résultats rejoignent ceux déjà rencontrés dans la littérature (Davie *et al.*, 2000 ; Stassen *et al.*, 1997), soulignent le rôle de réserve à long terme de l'amidon et celui de substrat préférentiel du saccharose pour être directement utilisé lors de l'élaboration de nouvelles structures dans l'arbre. Il existe également une forte variabilité des quantités en sucres entre mêmes compartiments des sous-charpentières d'un arbre expliquée principalement par les différences importantes de biomasses entre ces sous-charpentières.

Les teneurs en sucres montrent des évolutions différentes pour les sucres solubles et pour l'amidon au cours des stades phénologiques étudiés. Les hexoses et le saccharose évoluent de la même façon au cours des quatre stades. Il se produit une diminution significative de ces sucres lors de la floraison dans tous les compartiments de l'arbre. L'amidon reste stable dans les compartiments ligneux les plus âgés (du porte-greffe aux bois de niveau 2) et dans les feuilles. Dans les compartiments ligneux les plus jeunes (N3, UCn-1, UCn), sa teneur diminue de façon constante au cours des quatre stades phénologiques, c'est-à-dire avec le développement de la floraison puis la croissance des fruits. On a quantifié la force de puits que représentent pour les sucres les inflorescences et les fruits au cours de leurs développements. L'importante quantité de sucres mobilisée par la reproduction du manguier suggère une forte mobilisation des réserves de l'arbre et donc des échanges conséquents entre l'arbre et les fruits. La floraison semble être une phase clé du développement de l'arbre tant sur les teneurs en sucres (diminution des sucres solubles à cette période) que sur leur lien avec la production de fruits.

Cependant, une étude plus fine du fonctionnement de l'arbre aurait été nécessaire pour suivre pas à pas la gestion du carbone en lien avec la croissance des fruits. Par exemple il aurait été intéressant d'étudier les compartiments en position terminale (UCn-1 et UCn) en lien direct avec les fruits portés par ces mêmes compartiments. L'échantillonnage (choix de ne pas prélever de compartiments consécutifs directs et prélèvement de la totalité ou d'une partie seulement du compartiment) s'est révélé pertinent pour une étude globale des réserves, mais doit être adapté pour une étude fine des relations existant entre la charge en fruits et les réserves en carbone. Par contre, le choix de ne prélever que le milieu du compartiment N3 peut être validé car il semble qu'il existe un gradient linéaire des teneurs en sucre le long de ce compartiment. Ce gradient est en relation avec les différences d'âges des unités de croissances qui le composent.

Par ailleurs, la production de fruits a été reliée aux biomasses des différents compartiments ainsi qu'aux teneurs en sucres dans ces mêmes compartiments. Mais les relations qui apparaissent semblent très complexes et laissent à penser que d'autres facteurs doivent intervenir au cours du cycle phénologique du manguier pour expliquer les capacités de floraison et de fructification de l'arbre. Les hormones et les enzymes de dégradation des sucres doivent jouer un rôle dans le cycle phénologique de l'arbre et dans sa gestion du carbone. Par exemple, Scholefield *et al.* (1986) montrent que les auxines atteignent des niveaux élevés au moment de l'initiation florale chez le manguier. De même, les gibbérellines, l'éthylène et les régulateurs de croissance ont un effet sur la floraison (Scholefield *et al.*, 1986 ; Davenport et Nunez-Elisa, 1997). Pour les enzymes, il a été montré que l'ADPG pyrophosphorylase (ADP-glucose), présente dans les organes de stockage de la pomme de terre, jouait un rôle important dans la détermination du taux d'amidon synthétisé dans les

feuilles (**Smith et al., 1995**). Une étude de ces enzymes serait intéressante pour tester ces hypothèses chez le manguier.

En perspectives, une analyse de l'ensemble des stades phénologiques (croissance végétative et repos avant floraison l'année suivante) ainsi qu'une liaison avec les racines permettrait une vision globale de la plante entière sur un cycle complet. Cette analyse donnerait la possibilité de valider certains résultats obtenus dans cette étude mais aussi de vérifier certaines hypothèses. Par exemple, après la récolte l'amidon semble s'accumuler à nouveau jusqu'à un maximum dans les feuilles et les tiges au moment de l'initiation du bourgeon floral (**Cameron et Borst, 1938 ; Davie et Stassen, 1997**). L'étude de l'arbre dans sa totalité fournirait la possibilité de mieux connaître les déterminismes de la floraison et de la fructification du manguier et d'ainsi, améliorer les pratiques culturales en liens avec ces résultats.

Bibliographie

- Bower J.P., Lovatt C.J., Cuttings J.G.M., Blanke M.M.** 1990. Interaction of plant growth regulator and carbohydrate in flowering and fruit set. *Acta Hort.*, **275**: 425-434.
- Bussi C., Lescourret F., Genard M., Habib R.** 2005. Pruning intensity and fruit load influence vegetative and fruit growth in an early-maturing peach tree (cv. Alexandra). *Fruits*, **60**: 133-142.
- Cameron S.H., Borst G.** 1938. Starch avocado tree. *Proc. Am. Soc. Hortic. Sci.*, **36**: 255-258.
- Cameron S.H., Schroeder C.A.** 1945. Cambial activity and starch cycle in bearing orange trees. *Proc. Am. Soc. Hortic. Sci.*, **46**: 55-59.
- Chacko E.K.** 1986. Physiologie of vegetative and reproductive growth in mango (*Mangifera indica*) trees. 54-70 p. Proceedings 1st australian mango research workshop 1984, Cairns Qld, Australia, CSIRO, Melbourne Vic.
- CIRAD.** 2004. Fiche produit : Mangue. *Fruitrop*, **118**: 10-11.
- Damour G.** 2003. Le manguier (*Mangifera indica*) 'Lirfa' à La Réunion, étude de la matière sèche de l'arbre et des réserves carbonées du système racinaire : teneurs et répartition. CIRAD, 54 p.
- Davenport T.L., Nuñez-Elisea R.** 1997. Reproductive physiology. In Litz. *The Mango, botany, production and uses*. CAB International.
- Davie S.J., Stassen P.J.C.** 1997. The effect of fruit thinning and tree pruning on tree starch reserves and on fruit retention of "Sensation" Mango Tree. *Acta Horticulturae*, **455**: 160-166.
- Davie S.J., Stassen P.J.C., Grove H.G.** 2000. Starch reserves in the mango tree. *Acta Hort.*, **509**: 335-345.
- Dechazal M.** 2003. Etude du Système Racinaire et Estimation des Réserves Carbonées Souterraines chez le Manguier Adulte à la Réunion. Saint Pierre: ISTOM, Ecole Supérieure d'Agro-économie Internationale, 67 p.
- Dionex.** 1993. Analysis of Carbohydrates by High Performance Anion Exchange Chromatography with Pulsed Amperometric Detection. *Technical Note*, **20**: 12.
- Fivaz J., Stassen P.J.C.** 1997. What Effect does the Timing of Tree and Fruit Manipulation Have on the Yield and Quality of "Sensation" Mangoes. *Acta Horticulturae*, **455**: 315-322.
- Ho L.C.** 1988. Metabolism and compartmentation of imported sugars in sink organs in relation to sink strength. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, **39**: 355-378.
- Janardhan K.V., Gopal N.H., Ramaiah P.K.** 1971. Carbohydrates reserves in relation to vegetative growth, flower bud formation and crop levels in Arabica Coffee. *Indian Coffee*, **35**: 145-148.
- Jordan M.O., Habib R.** 1996. Mobilizable carbon reserves in young peach trees as evidenced by trunk girdlings experiments. *Journal of experimental botany*, **47** (294): 79-87.

- Kozlowski T.T.** 1992. Carbohydrate sources and sinks in woody plants. *Bot. rev.*, **58** (2): 107-222.
- Lagier S.** 2002-2003. Etude Histo-cytologique des réserves carbonées chez *Mangifera indica* L. variété Lirfa. Montpellier: Université Montpellier II, 23 p.
- Lapointe L.** 1998. Fruit development in Trillium dependence on stem carbohydrate reserves. *Plant. Physiol.*, **117**: 183-188.
- Léchaudel M.** 2004. Croissance et qualité organoleptique de la mangue (*mangifera indica*) : analyse expérimentale et modélisation de l'effet de la disponibilité hydrique et carbonée. Paris: INA-PG, 145 p. Thèse de doctorat.
- Léchaudel M., Joas J., Caro y., Génard M., Jannoyer M.** 2005. Leaf:fruit ratio and irrigation supply affect seasonal changes in minerals, organic acids and sugars of mango fruit. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, **85**: 251-260.
- Magne C.** 2004. Effet de la charge en fruits sur la croissance végétative de plusieurs variétés de manguiers à l'île de la Réunion. Clermont-Ferrand: Université Blaise Pascal; ENITAC Clermont-Ferrand, 41 p. Mémoire de fin d'études.
- Miallet-Serra I., Clément-Vidal A., Sonderegger N., Rounsard O., Jourdan C., Labouisse J.-P., Dingkuhn M.** 2005. Assimilate storage in vegetative organs of coconut (*cocos nucifera*). *Expl. Agric.*, **41**: 161-174.
- Moriguchi, Abe, Sanada, Yamaki.** 1992. Levels and role of sucrose synthase, sucrose-phosphate synthase, and acid invertase in sucrose accumulation in fruit of asian pear. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.*, **117**: 274-278.
- Murneek A.E.** 1933. Carbohydrates storage in apple trees. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.*, **30**: 319-321.
- Nakasone H.Y., Paull R.E.** 1998. Tropical Fruits. In *Crop production science in Horticulture*. Wallingford: CAB International, 208-238. (vol. 7).
- Núñez-Elisea R., Davenport T.L.** 1994. Flowering of mango tree in containers as influenced by seasonal temperature and water stress. *Scientia horticultrae*, **58**: 57-66.
- Oosthuysen S.A.** 2000. Variation of leaf nutrition status in relation to fruit growth in mango. *Acta Hortic.*, **509**: 375-378.
- Pandey R.M.** 1998. Physiology of flowering in mango. *Acta Hortic.*, **231**: 361-380.
- Pardessus C.** 2002. Connaissance du fonctionnement des manguiers (*M. indica* L.) de cultivar 'Lirfa' : effet du défouillage sur la croissance et la production (*Mémoire de fin d'études*). Clermont-Ferrand: ENITAC, 33 p.
- Patel R.Z.** 1970. A note on the seasonal variations in starch content of different parts of arabica coffee trees. *East african agricultural and forestry journal*, **36**: 1-4.
- Paulas D., Shanmugavelu K.G.** 1989. Physiological and biochemical changes in the leaf tissues from quiescent to fruiting stages of mango. *Acta Hortic.*, **231**: 394-397.

- Raunet M.** 1991. le milieu physique et les sols de la Réunion - conséquences pour la mise en valeur agricole. In Cirad. (vol. CD-rom).
- Reddy Y.T.N., Singh G.** 1991. Further studies on the relationship between leaf number and area and fruit development in mango. *Journal of Horticultural Science*, **66** (4) (471-478).
- Richter G.** 1993. Métabolisme des végétaux : physiologie et biochimie. Lausanne, 526 p. (collection biologie).
- Robert J.P., Wolstenholme B.N.** 1992. Phenological cycles, carbohydrates status and CPPU spray trials for four mango cultivars. *S.A Mango Growers' Association Yearbook*, **12**: 9-13.
- Scaronne F.** 1969. Recherches sur les rythmes de croissance du manguier et de quelques végétaux ligneux malagasy. Clermont-Ferrand: faculté des sciences, 183 p.
- Scholefield P.B., Oag D.R., Sedgley M.** 1986. The relationship between vegetative and reproductive development in the mango in northern Australia. *Aust. J. Agric. Res.*, **37**: 425-433.
- Singh L.** 1960. Studies in the differentiation and development of fruit-buds in mango (*Mangifera indica*) IV. Periodical changes in chemical composition of shoots and their relation with flower-bud initiation. *Hort. Adv.*, **4**: 48-59.
- Smith A.M., Denyer K., Martin C.R.** 1995. What controls the amount and structure of starch in Storage organs? *Plant. Physiol.*, **107**: 673-677.
- Snelgar W.P., Thorp P.C., Patterson K.J.** 1986. Optimal leaf/fruit ratios for fruit growth in kiwifruit. *Acta Hortic.*, **175**: 115-120.
- Stassen P.J.C., Hoffman E., Grove H.G.** 2000. The relationship between tree dimensions, yield and nutritional requirement of mango. *Acta Hortic.*, **509**: 347-357.
- Stassen P.J.C., Janse van Vuuren B.P.H.** 1997. Storage, Redistribution and Utilization of Starch in Young Bearing "Sensation" Mango Trees. *Acta Horticulturae*, **455**: 151-159.
- SUAD.** 2002. La Mangue. La Réunion, 32 p. (Dossier Technico-économique).
- Suryanarayana V.** 1978. Seasonal Changes in Sugars, Starch, Nitrogen and C:N Ratio in relation to Flowering in Mango. *The Plant Biochemical Journal*, **5**: 108-117.
- Urban L., Léchaudel M., Jannoyer M.** 2004 a. Premiers résultats du travail de modélisation des flux de carbone chez le manguier. Réunion annuelle Flhor, Montpellier
- Urban L., Lu P., Thibaud R.** 2004. Inhibitory effect of flowering and early fruit growth on leaf photosynthesis in mango. *Tree physiology*, **24**: 387-399.
- Wagle P.V.** 1928. Mémoire du Département de l'Agriculture. In India, 219-249. (vol. 15).
- Whiley A.W., Rasmussen T.S., Saranah J.B., Wolstenholme B.N.** 1989. Effect of temperature on growth, dry matter production and starch accumulation in ten mango (*Mangifera indica* L.) cultivars. *Journal of Horticultural Science*, **64** (6): 753-765.
- Wiebel J., Chacko E.K., Downton W.J.S., Loveys B.R., Lüdders P.** 1995. Carbohydrates levels and assimilate translocation in Mangosteen (*Garcinia mangostana* L.). *Gartenbauwissenschaft*, **60** (2): 90-94.

Annexes

Table des annexes :

Annexe 1 : Plan de la parcelle d'essai

Annexe 2 : Schéma de l'échantillonnage

Annexe 3 : Calculs effectués sur les fruits

Annexe 4 : Proportion des différentes natures d'UCn-1 et UCn à la croissance des fruits et à la récolte (%) et détail du calcul de la teneur moyenne de glucose pour les campagnes 3 et 4 (croissance des fruits et fin de la récolte)

Annexe 5 : Comparaison des teneurs en sucres entre les différentes natures d'UCn-1 et d'UCn à la campagne 4 (fin de la récolte)

Annexe 6 : Comparaison des teneurs en sucres entre les feuilles issues des différentes natures d'UC (FUCn-1 et FUCn végétatives, florifères et fructifères) à la campagne 4 (fin de la récolte)

Annexe 7 : Analyses de variance à la campagne 4 sur les teneurs de chacun des sucres entre les différentes UC et leurs natures

Annexe 8 : Evolution des teneurs en sucres dans certains compartiments clés du manguier : charpentières, bois de niveau N3, UCn et feuilles de ce dernier compartiment

Annexe 9 : Résultats des analyses de variance réalisées sur les teneurs de chacun des sucres des différents groupes de compartiments : ligneux âgés et feuilles

Annexe 10 : Quantités absolues et relatives des sucres solubles et de l'amidon dans les différents compartiments du manguier au cours des quatre stades phénologiques étudiés

Annexe 11 : Relation entre la charge en fruits de chaque sous-charpentièrre à la récolte et la teneur en sucres (glucose, saccharose, amidon) dans ses bois de niveau N3 et ses UCn à différents stades phénologiques

Annexe 12 : Relation entre la quantité totale d'amidon dans les sous-charpentières à la floraison et leurs charges en fruits à la récolte

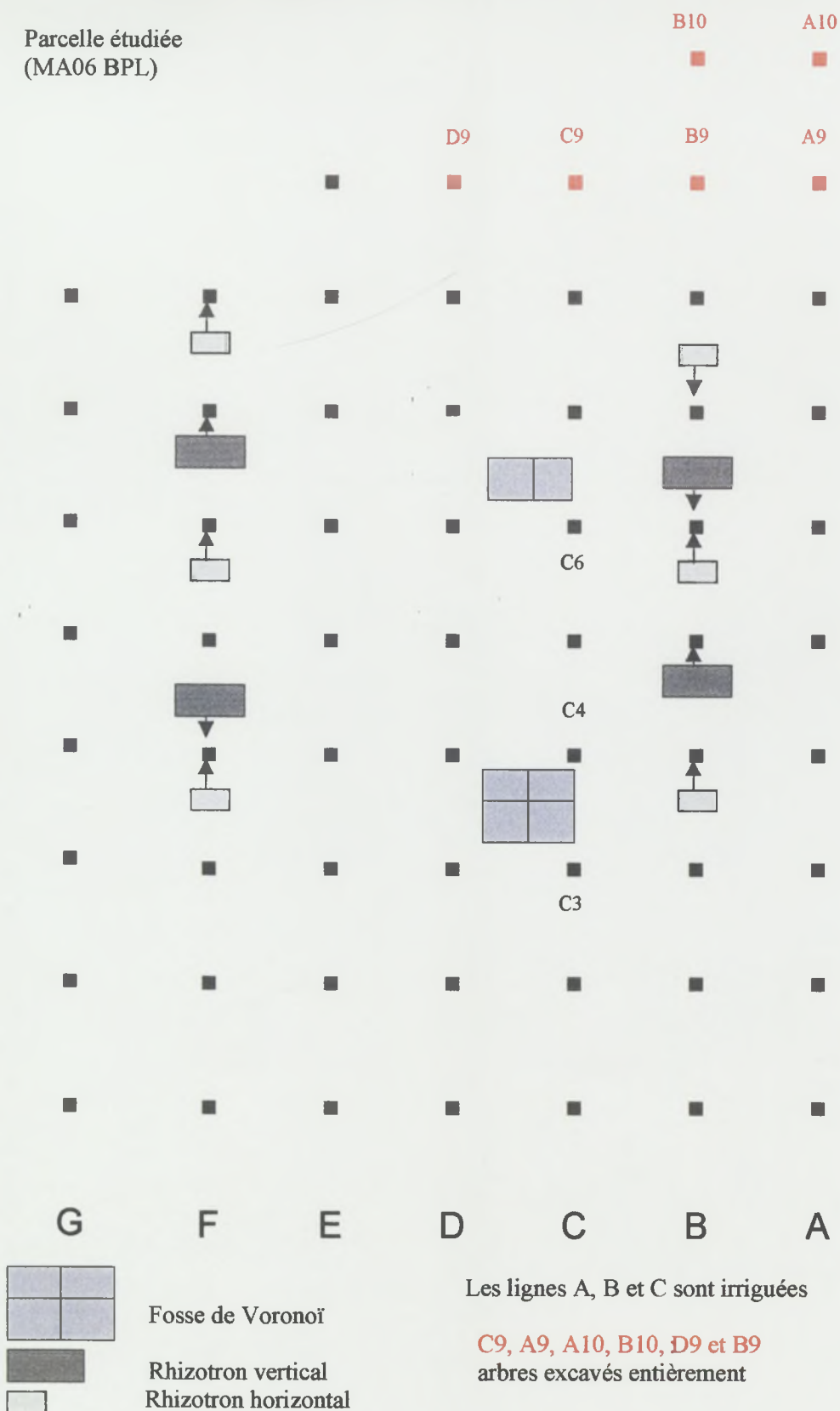
Annexe 13 : Relation entre la quantité totale d'amidon de chaque sous-charpentièrre pondérée par sa section à la floraison et la charge en fruits portée par la sous-charpentièrre à la récolte pondérée par sa section

Annexe 14 : Relation entre la quantité de glucose dans les UCn à la floraison et la charge en fruits de la sous-charpentièrre à la récolte

Annexe 15 : Relation entre la quantité de saccharose dans les UCn par sous-charpentièrre à la croissance des fruits et la charge en fruits de chaque sous-charpentièrre à la croissance des fruits

Annexe 16 : Résultats des analyses de variance pour les sucres solubles dans les UCn au cours des quatre stades phénologiques

Annexe 1 : Plan de la parcelle d'essai



Annexe 2 : Schéma de l'échantillonnage

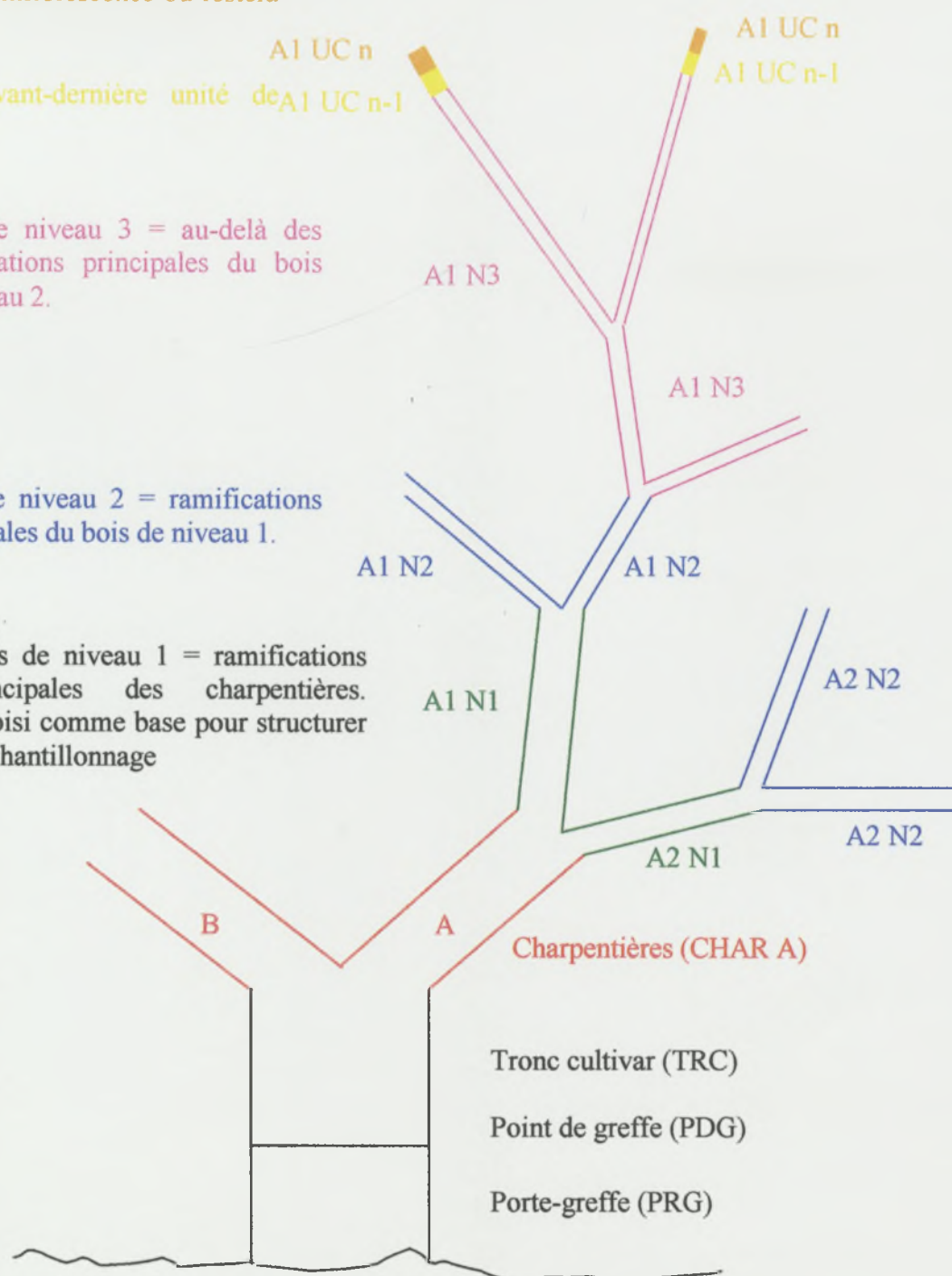
Ucn = dernière unité de croissance, qui portera l'inflorescence ou restera végétative

Ucn-1 = avant-dernière unité de croissance.

Bois de niveau 3 = au-delà des ramifications principales du bois de niveau 2.

Bois de niveau 2 = ramifications principales du bois de niveau 1.

Bois de niveau 1 = ramifications principales des charpentières. Choisi comme base pour structurer l'échantillonnage



Source : Damour, 2003

Annexe 3 : Calculs effectués sur les fruits

Détermination de la matière sèche des fruits en croissance à partir de celle des fruits matures :

Biomasse sèche totale en fruits matures sur la sous-charpentièrre, kg MS :

$$BS_{mat} = BF_{mat} \times A / 100$$

BS_{mat} = biomasse sèche totale des fruits matures de la sous-charpentièrre, kg MS

BF_{mat} = biomasse fraîche totale des fruits matures de la sous-charpentièrre, kg MF

A = pourcentage de matière sèche dans un fruit mature soit 24,2 %

Biomasse sèche totale des fruits en croissance de la sous-charpentièrre, kg MS :

$$BS_{croiss} = \frac{BF_{mat} \times P_1 \times A}{P_2 \times 100}$$

BS_{croiss} = biomasse sèche totale des fruits en croissance de la sous-charpentièrre, kg MS

BF_{mat} = biomasse fraîche totale des fruits matures de la sous-charpentièrre, kg MF

P_1 = poids moyen d'un fruit en croissance déterminé sur l'arbre excavé à cette campagne soit 152,1 g

P_2 = poids moyen d'un fruit mature soit 388,5 g

A = pourcentage de matière sèche dans un fruit mature soit 24,2 %

Estimation des quantités de sucres :

Détermination de la quantité totale d'un sucre dans un compartiment des fruits en croissance à l'échelle d'une sous-charpentièrre :

Quantité totale d'un sucre dans un compartiment des fruits en croissance, g MS :

$$Q_{tot\ croiss} = T_{moy\ croiss} \times BS_{croiss} \times C_{croiss}$$

$Q_{tot\ croiss}$ = quantité totale d'un sucre dans un compartiment des fruit en croissance, g MS

$T_{moy\ croiss}$ = teneur en sucre dans le compartiment du fruit en croissance étudié, mg/g MS

BS_{croiss} = biomasse sèche totale des fruits en croissance de la sous-charpentièrre, kg MS

C_{croiss} = proportion de la biomasse sèche du compartiment par rapport à celle du fruit en croissance :

Lors de la croissance : pulpe = 63,5 % MS du fruit ;

épiderme = 29,4 % MS du fruit ;

graine = 7,1 % MS du fruit

Quantité totale d'un sucre dans un compartiment du fruit à maturité, g MS :

$$Q_{tot\ mat} = T_{moy\ mat} \times BS_{mat} \times C_{mat}$$

$Q_{tot\ mat}$ = quantité totale d'un sucre dans un compartiment du fruit mature, g MS

$T_{moy\ mat}$ = teneur en sucre dans le compartiment du fruit à maturité étudié, mg/g MS

BS_{mat} = biomasse sèche totale des fruits matures de la sous-charpentièrre, kg MS

C_{mat} = proportion de la biomasse sèche du compartiment par rapport à celles du fruit à maturité :

A maturité :

pulpe = 20,5 % MS du fruit

épiderme = 30,5 % MS du fruit

graine = 47 % MS du fruit

Annexe 4 : Proportion des différentes natures d'UCn-1 et UCn à la croissance des fruits et à la récolte (%) et détail du calcul de la teneur moyenne de glucose pour les campagnes 3 et 4 (croissance des fruits et fin de la récolte)

(exprimé en % MS des UC n ou n-1)

A la croissance des fruits : UCn flo = **31,4 %** (A)

UCn fru = **39,4 %** (B)

UCn veg = **29,2 %** (C)

UCn-1 flo = **31,6 %**

UCn-1 fru = **42,7 %**

UCn-1 veg = **25,7 %**

A la récolte :

UCn flo = **17,1 %**

UCn fru = **48,4 %**

UCn veg = **34,5 %**

UCn-1 flo = **14,6 %**

UCn-1 fru = **55,7 %**

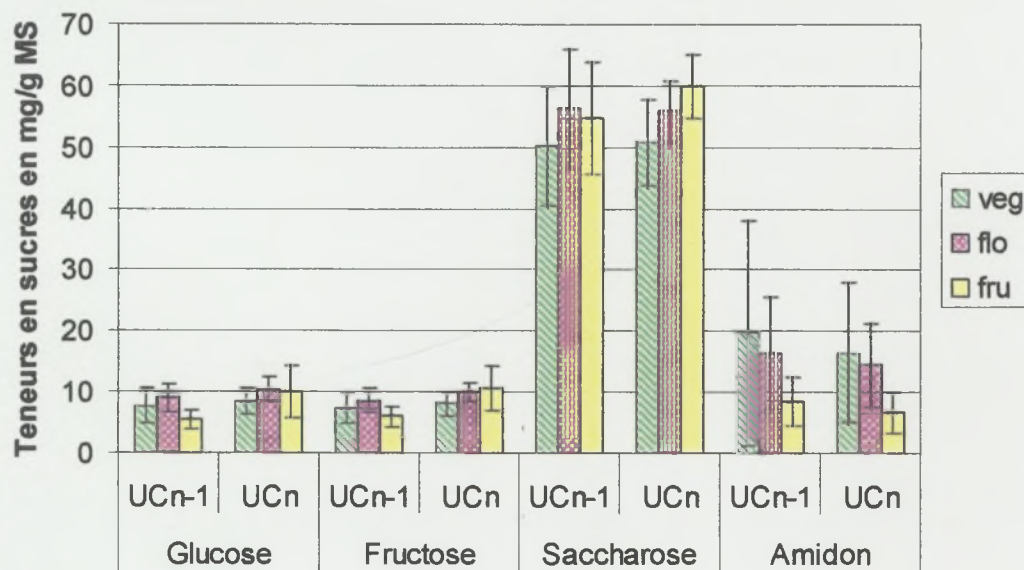
UCn-1 veg = **29,7 %**

Dans le paragraphe III de la partie III, les moyennes des teneurs en sucre calculées pour les UC prennent ces coefficients en compte.

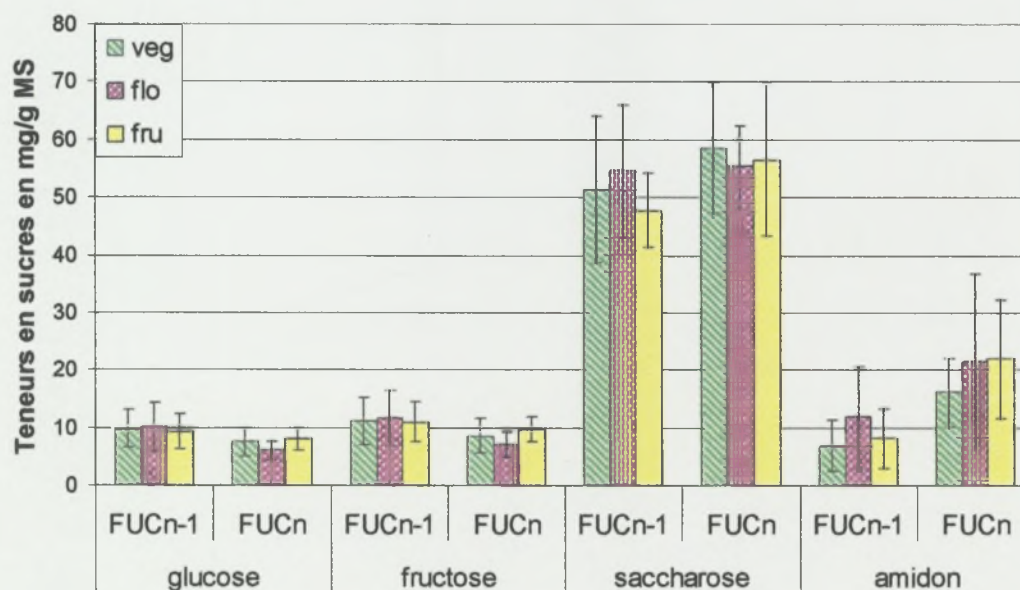
Exemple de calcul de la teneur moyenne de glucose dans les UCn à la croissance des fruits :
($T_{\text{glu UCn flo}}$ = teneur en glucose dans l'UCn flo à la croissance des fruits)

$$T_{\text{glu UCn flo}} = [(T_{\text{glu UCn flo}} \times A) + (T_{\text{glu UCn veg}} \times B) + (T_{\text{glu UCn fru}} \times C)] / 100$$

Annexe 5 : Comparaison des teneurs en sucres entre les différentes natures d'UCn-1 et d'UCn à la campagne 4 (fin de la récolte)



Annexe 6 : Comparaison des teneurs en sucres entre les feuilles issues des différentes natures d'UC (FUCn-1 et FUCn végétatives, florifères et fructifères) à la campagne 4 (fin de la récolte)



Annexe 7 : Analyses de variance à la campagne 4 sur les teneurs de chacun des sucres entre les différentes UC et leurs natures

Les analyses sont effectuées avec le logiciel Statgraphics lors d'un test de Bonferroni au seuil $\alpha = 5\%$.

Le facteur « état UCn » correspond aux différentes natures : végétative, florifère, fructifère.

Le facteur « type d'UCn » correspond aux UCn-1 et UCn.

Analyse de variance pour log(amidon) - Somme des carrés de type III

| Source | Somme des carrés | Ddl | Carré moyen | F | Proba. |
|-------------------|------------------|-----|-------------|------|--------|
| EFFETS PRINCIPAUX | | | | | |
| A:etat ucn | 7,60984 | 2 | 3,80492 | 9,55 | 0,0002 |
| B:type ucn | 0,517469 | 1 | 0,517469 | 1,30 | 0,2584 |
| INTERACTIONS | | | | | |
| AB | 0,127522 | 2 | 0,0637609 | 0,16 | 0,8525 |
| RESIDU | 27,9018 | 70 | 0,398598 | | |
| TOTAL (CORRIGE) | 36,1483 | 75 | | | |

Tous les F sont basés sur l'erreur résiduelle quadratique moyenne.

Analyse de variance pour log(fru) - Somme des carrés de type III

| Source | Somme des carrés | Ddl | Carré moyen | F | Proba. |
|-------------------|------------------|-----|-------------|-------|--------|
| EFFETS PRINCIPAUX | | | | | |
| A:etat ucn | 0,722883 | 2 | 0,361441 | 4,63 | 0,0129 |
| B:type ucn | 1,66347 | 1 | 1,66347 | 21,30 | 0,0000 |
| INTERACTIONS | | | | | |
| AB | 0,724372 | 2 | 0,362186 | 4,64 | 0,0128 |
| RESIDU | 5,46555 | 70 | 0,0780792 | | |
| TOTAL (CORRIGE) | 8,49728 | 75 | | | |

Tous les F sont basés sur l'erreur résiduelle quadratique moyenne.

Analyse de variance pour log(glu) - Somme des carrés de type III

| Source | Somme des carrés | Ddl | Carré moyen | F | Proba. |
|-------------------|------------------|-----|-------------|-------|--------|
| EFFETS PRINCIPAUX | | | | | |
| A:etat ucn | 1,13241 | 2 | 0,566207 | 6,35 | 0,0029 |
| B:type ucn | 1,70262 | 1 | 1,70262 | 19,10 | 0,0000 |
| INTERACTIONS | | | | | |
| AB | 0,81697 | 2 | 0,408485 | 4,58 | 0,0135 |
| RESIDU | 6,23852 | 70 | 0,0891217 | | |
| TOTAL (CORRIGE) | 9,80527 | 75 | | | |

Tous les F sont basés sur l'erreur résiduelle quadratique moyenne.

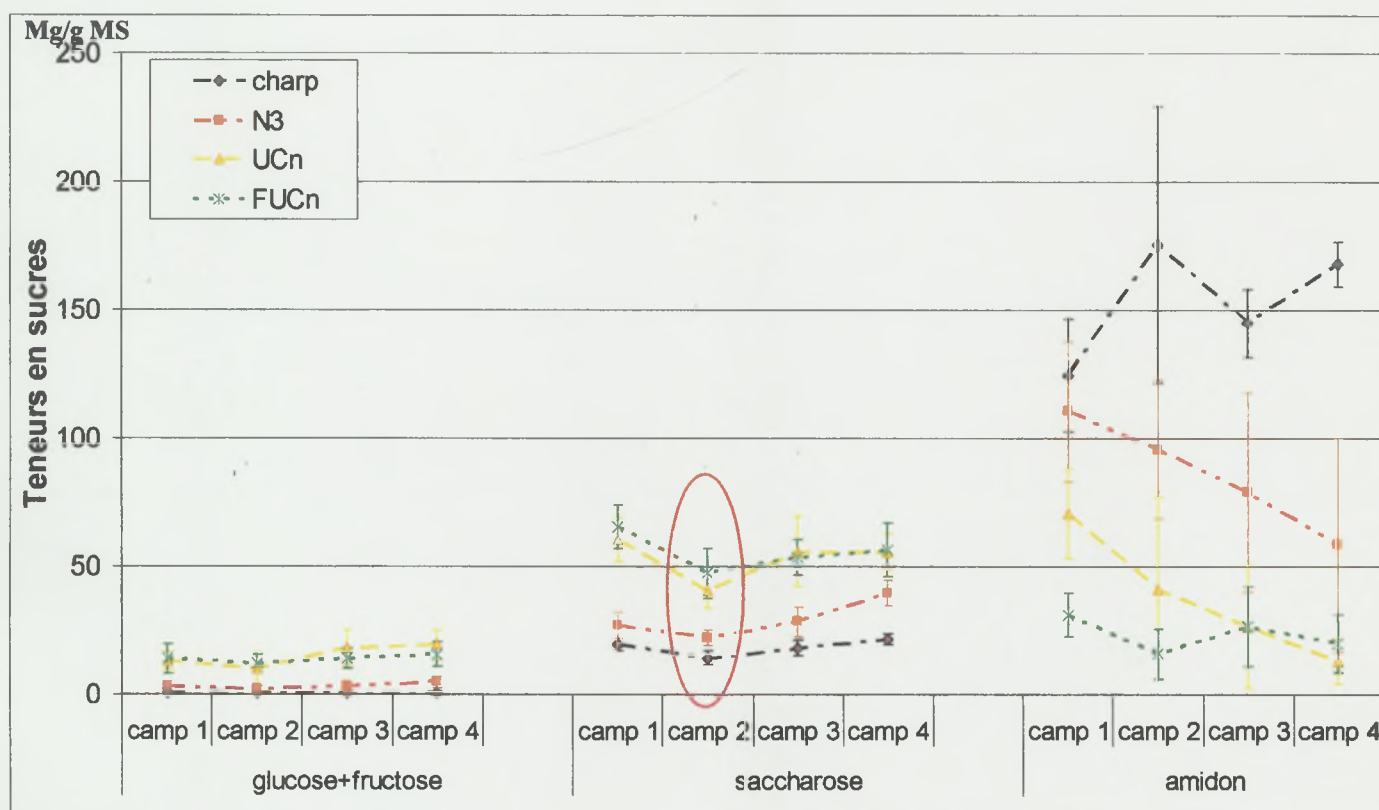
Analyse de variance pour log(sacch) - Somme des carrés de type III

| Source | Somme des carrés | Ddl | Carré moyen | F | Proba. |
|-------------------|------------------|-----|-------------|------|--------|
| EFFETS PRINCIPAUX | | | | | |
| A:etat ucn | 0,254115 | 2 | 0,127058 | 5,48 | 0,0061 |
| B:type ucn | 0,0354022 | 1 | 0,0354022 | 1,53 | 0,2205 |
| INTERACTIONS | | | | | |
| AB | 0,0325742 | 2 | 0,0162871 | 0,70 | 0,4985 |
| RESIDU | 1,62155 | 70 | 0,023165 | | |
| TOTAL (CORRIGE) | 1,94124 | 75 | | | |

Tous les F sont basés sur l'erreur résiduelle quadratique moyenne.

Annexe 8 : Evolution des teneurs en sucres dans certains compartiments clés du manguiier : charpentières, bois de niveau N3, UCn et feuilles de ce dernier compartiment

Seuls les compartiments les plus représentatifs et dont l'évolution est significative ont été choisis. Les teneurs en glucose et en fructose ont été réunies. Les barres verticales correspondent aux écarts-types calculés pour chacune des valeurs moyennes en sucres. Le cercle indique la diminution significative au seuil $\alpha = 5\%$ du saccharose dans chacun des compartiments.



Annexe 9 : Résultats des analyses de variance réalisées sur les teneurs de chacun des sucres des différents groupes de compartiments : ligneux âgés et feuilles

Pour les compartiments ligneux, les compartiments analysés (organe) sont le porte-greffe, le point de greffe, le tronc, les charpentières, les bois de niveau N1 et N2.

Pour les feuilles les compartiments analysés (organe) sont FN3, FUCn-1 et FUCn.

Le test utilisé est le test de Tukey au seuil $\alpha = 5\%$.

ANALYSES DES COMPARTIMENTS LIGNEUX :

Analysis of Variance Table for glucose

| Source | DF | SS | MS | F | P |
|-------------|-----|---------|---------|------|--------|
| Organe | 5 | 10.4406 | 2.08811 | 3.07 | 0.0116 |
| camp | 3 | 4.3572 | 1.45240 | 2.13 | 0.0985 |
| Organe*camp | 15 | 5.5598 | 0.37065 | 0.54 | 0.9113 |
| Error | 146 | 99.3785 | 0.68067 | | |
| Total | 169 | | | | |

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 0.5507 CV 149.81

Analysis of Variance Table for fructose

| Source | DF | SS | MS | F | P |
|-------------|-----|---------|---------|------|--------|
| Organe | 5 | 6.0247 | 1.20493 | 3.64 | 0.0039 |
| camp | 3 | 1.6163 | 0.53877 | 1.63 | 0.1855 |
| Organe*camp | 15 | 3.7255 | 0.24837 | 0.75 | 0.7299 |
| Error | 146 | 48.3325 | 0.33104 | | |
| Total | 169 | | | | |

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 0.5092 CV 113.00

Analysis of Variance Table for sacch

| Source | DF | SS | MS | F | P |
|-------------|-----|---------|---------|-------|--------|
| Organe | 5 | 2076.26 | 415.253 | 30.30 | 0.0000 |
| camp | 3 | 747.98 | 249.327 | 18.19 | 0.0000 |
| Organe*camp | 15 | 323.13 | 21.542 | 1.57 | 0.0882 |
| Error | 146 | 2000.72 | 13.704 | | |
| Total | 169 | | | | |

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 20.078 CV 18.44

Analysis of Variance Table for amidon

| Source | DF | SS | MS | F | P |
|-------------|-----|--------|---------|------|--------|
| Organe | 5 | 6012 | 1202.34 | 1.45 | 0.2112 |
| camp | 3 | 17544 | 5848.05 | 7.03 | 0.0002 |
| Organe*camp | 15 | 11551 | 770.06 | 0.93 | 0.5367 |
| Error | 146 | 121376 | 831.34 | | |
| Total | 169 | | | | |

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 145.67 CV 19.79

ANALYSES DES FEUILLES :

Analysis of Variance Table for glucose

| Source | DF | SS | MS | F | P |
|-------------|-----|---------|---------|-------|--------|
| Organe | 2 | 102.95 | 51.477 | 9.16 | 0.0001 |
| camp | 3 | 357.57 | 119.191 | 21.21 | 0.0000 |
| Organe*camp | 6 | 139.26 | 23.210 | 4.13 | 0.0006 |
| Error | 235 | 1320.36 | 5.619 | | |
| Total | 246 | | | | |

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 7.3445 CV 32.27

Analysis of Variance Table for fructose

| Source | DF | SS | MS | F | P |
|-------------|-----|---------|---------|-------|--------|
| Organe | 2 | 221.47 | 110.737 | 13.00 | 0.0000 |
| camp | 3 | 387.97 | 129.323 | 15.19 | 0.0000 |
| Organe*camp | 6 | 138.42 | 23.069 | 2.71 | 0.0146 |
| Error | 235 | 2001.38 | 8.516 | | |
| Total | 246 | | | | |

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 8.9655 CV 32.55

Analysis of Variance Table for sacch

| Source | DF | SS | MS | F | P |
|-------------|-----|---------|---------|-------|--------|
| Organe | 2 | 2186.3 | 1093.17 | 13.34 | 0.0000 |
| camp | 3 | 4828.8 | 1609.60 | 19.64 | 0.0000 |
| Organe*camp | 6 | 1002.7 | 167.12 | 2.04 | 0.0614 |
| Error | 235 | 19260.4 | 81.96 | | |
| Total | 246 | | | | |

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 50.835 CV 17.81

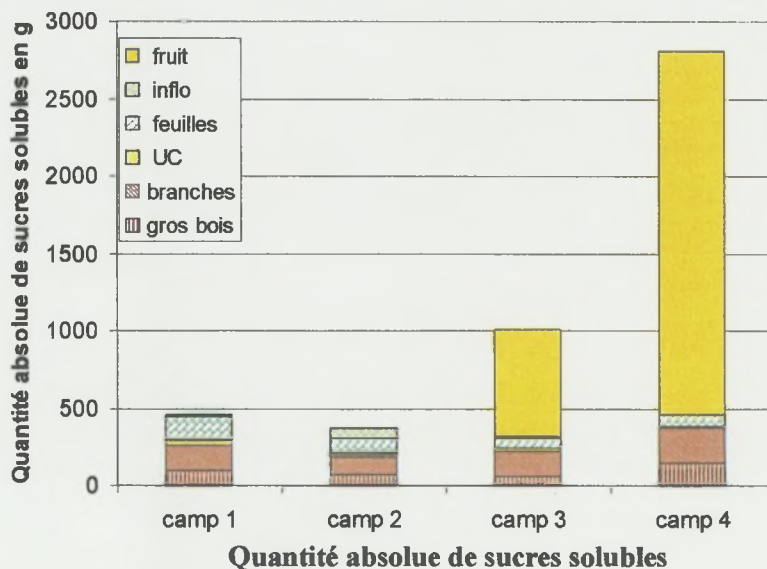
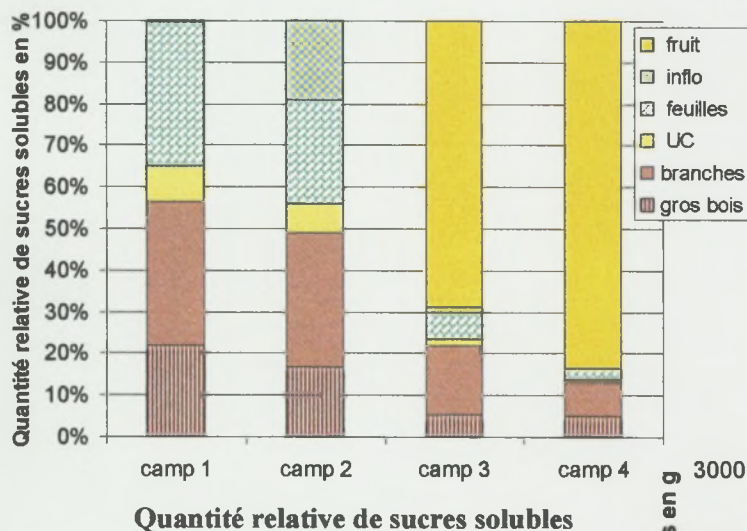
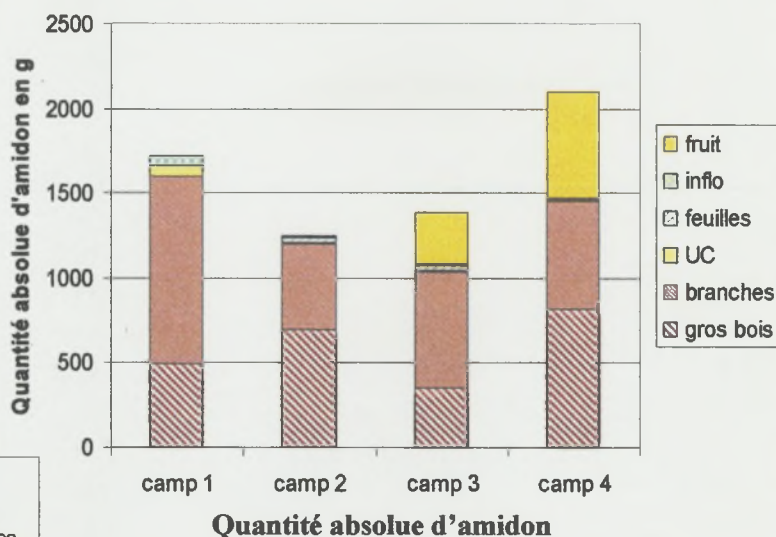
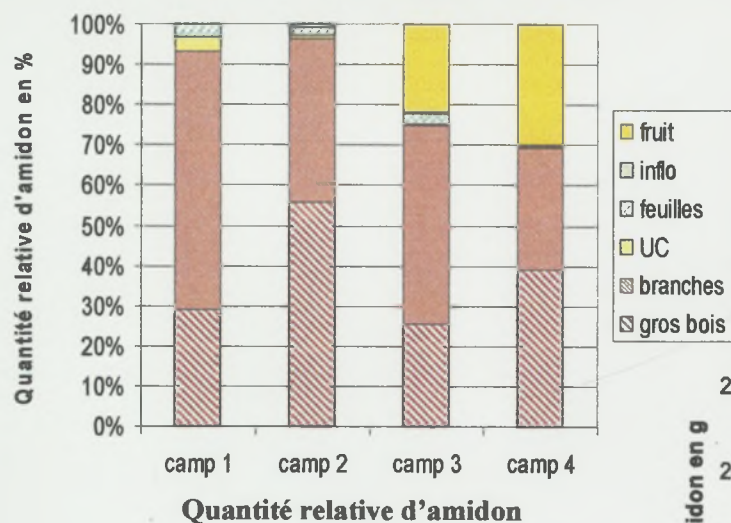
Analysis of Variance Table for amidon

| Source | DF | SS | MS | F | P |
|-------------|-----|---------|---------|-------|--------|
| Organe | 2 | 2186.3 | 1093.17 | 13.34 | 0.0000 |
| camp | 3 | 4828.8 | 1609.60 | 19.64 | 0.0000 |
| Organe*camp | 6 | 1002.7 | 167.12 | 2.04 | 0.0614 |
| Error | 235 | 19260.4 | 81.96 | | |
| Total | 246 | | | | |

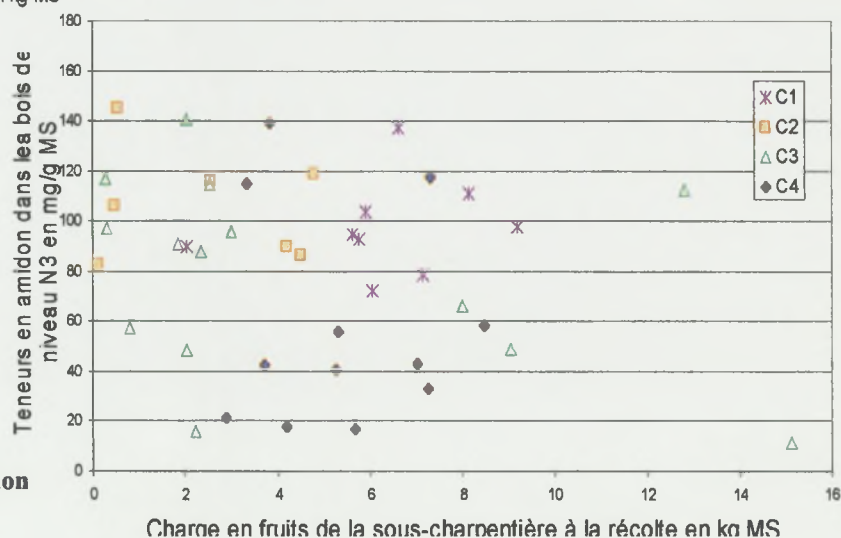
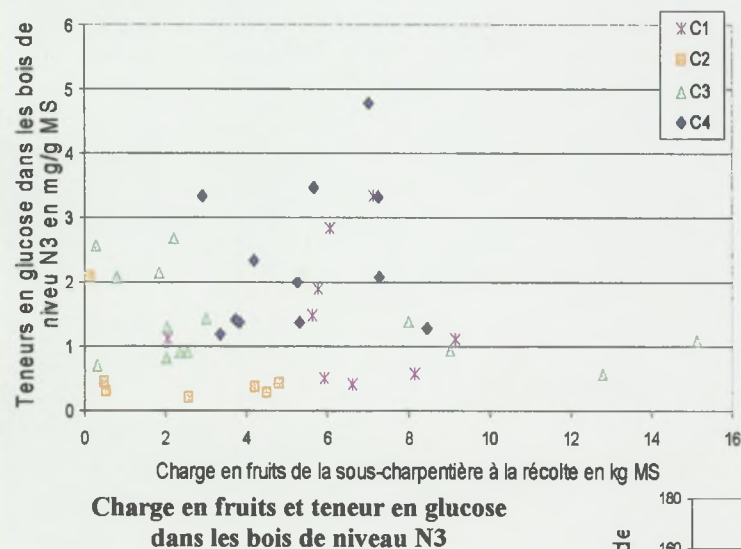
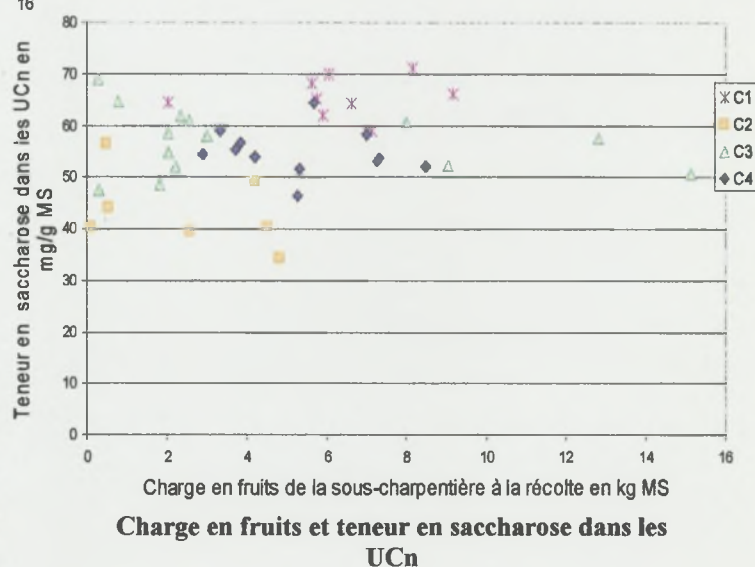
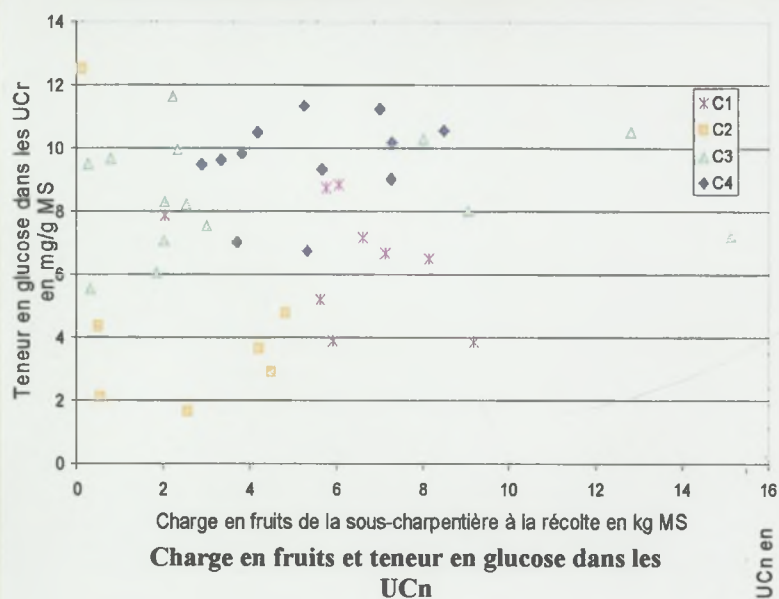
Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 50.835 CV 17.81

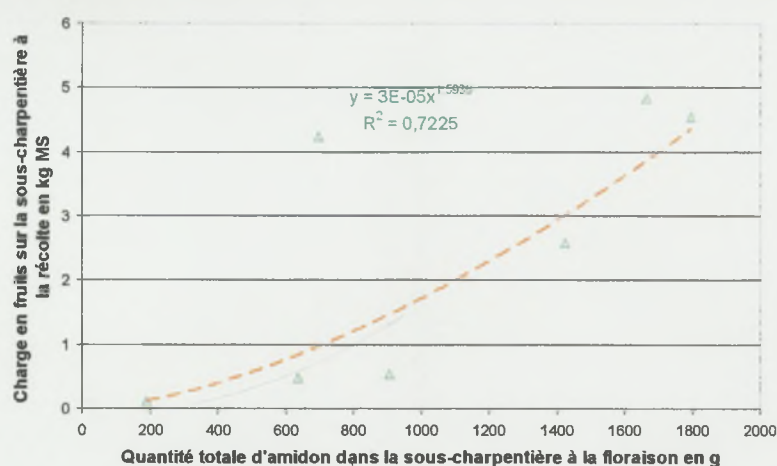
Annexe 10 : Quantités absolues et relatives des sucres solubles et de l'amidon dans les différents compartiments du manguiier au cours des quatre stades phénologiques étudiés



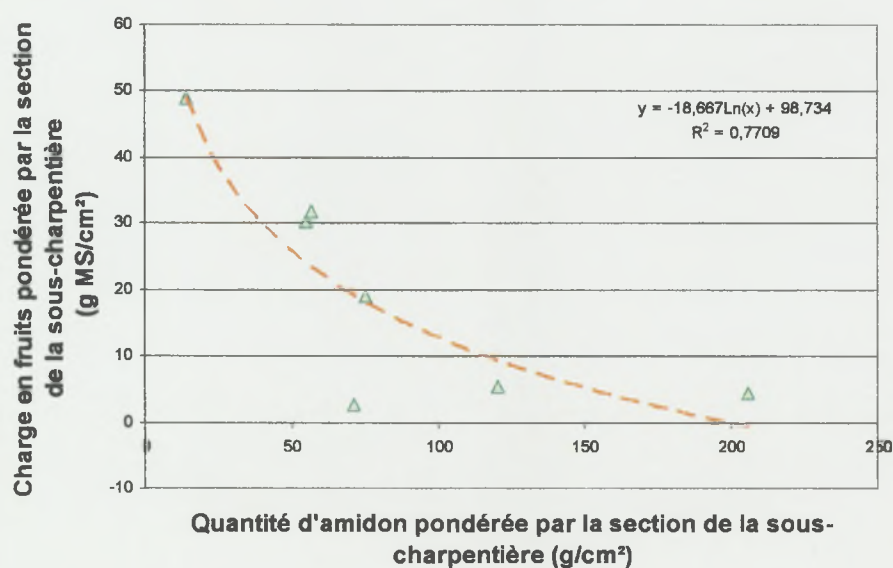
Annexe 11 : Relation entre la charge en fruits de chaque sous-charpentière à la récolte et la teneur en sucres (glucose, saccharose, amidon) dans ses bois de niveau N3 et ses UCn à différents stades phénologiques



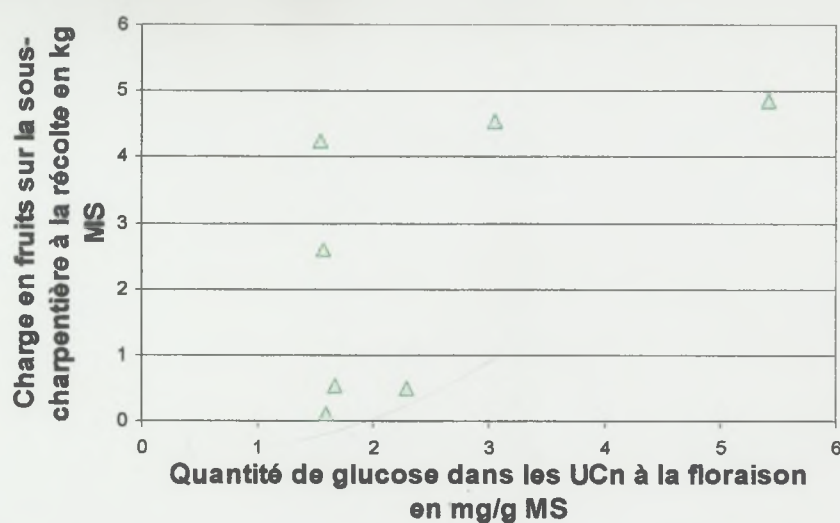
Annexe 12 : Relation entre la quantité totale d'amidon dans les sous-charpentières à la floraison et leurs charges en fruits à la récolte



Annexe 13 : Relation entre la quantité totale d'amidon de chaque sous-charpentièrre pondérée par sa section à la floraison et la charge en fruits portée par la sous-charpentièrre à la récolte pondérée par sa section



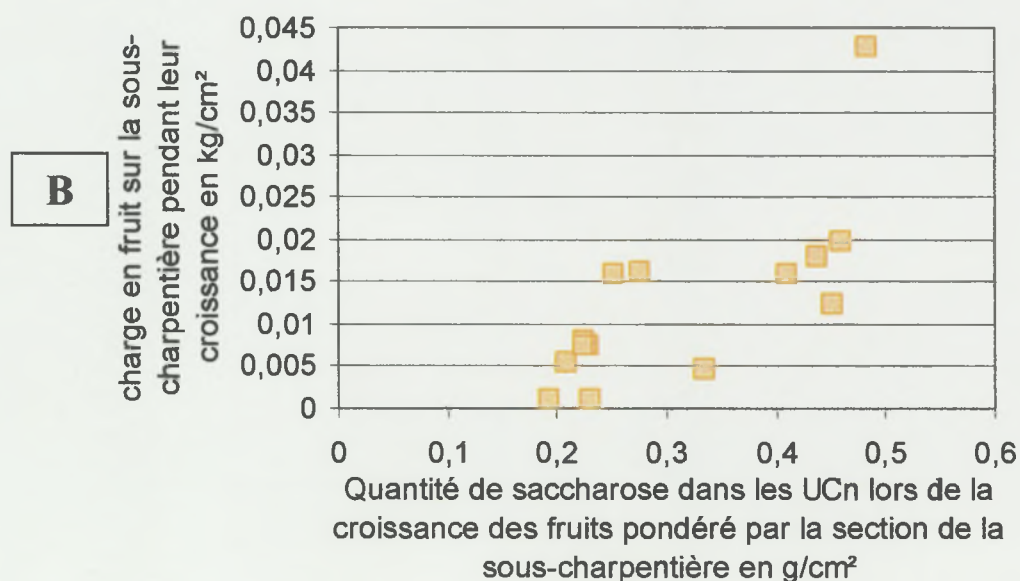
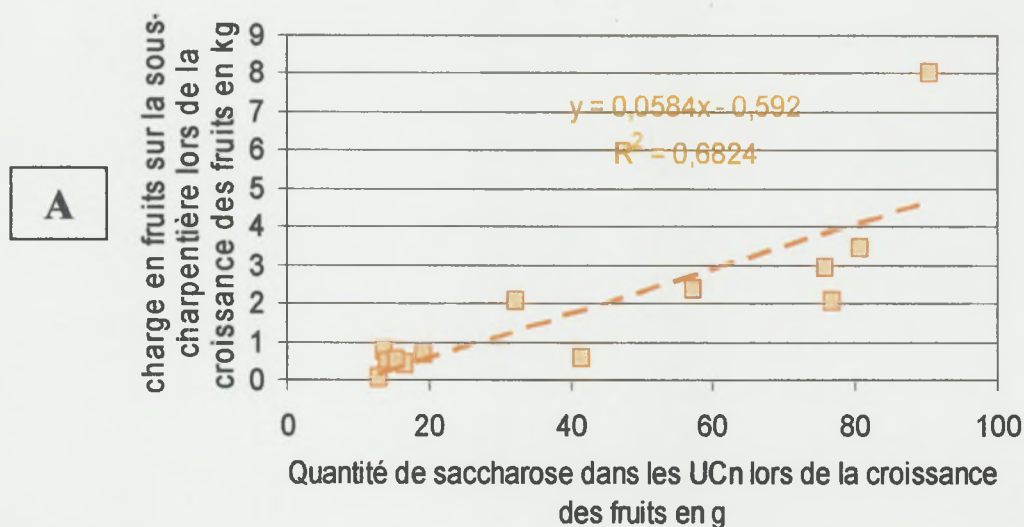
Annexe 14 : Relation entre la quantité de glucose dans les UCn à la floraison et la charge en fruits de la sous-charpentière à la récolte



Annexe 15 : Relation entre la quantité de saccharose dans les UCn par sous-charpentière à la croissance des fruits et la charge en fruits de chaque sous-charpentière à la croissance des fruits

A : sans pondération

B : pondérée par la section de la sous-charpentière



Annexe 16 : Résultats des analyses de variance pour les sucres solubles dans les UCn au cours des quatre stades phénologiques

Les résultats sont obtenus lors d'un test de Tukey au seuil $\alpha = 5\%$

Analysis of Variance Table for saccharose

| Source | DF | SS | MS | F | P |
|--------|-----|---------|---------|-------|--------|
| camp | 3 | 3168.3 | 1056.10 | 10.08 | 0.0000 |
| Error | 102 | 10691.8 | 104.82 | | |
| Total | 105 | | | | |

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 53.050 CV 19.30

| camp | Mean | Homogeneous Groups |
|--------|--------|--------------------|
| camp 1 | 60.607 | A |
| camp 3 | 55.696 | A |
| camp 4 | 55.505 | A |
| camp 2 | 40.392 | B |

Alpha 0.05 Standard Error for Comparison VARIES
 Critical Q Value 3.694 Critical Value for Comparison VARIES
 Error term used: Error, 102 DF

There are 2 groups (A and B) in which the means are not significantly different from one another.

Analysis of Variance Table for glucose

| Source | DF | SS | MS | F | P |
|--------|-----|---------|---------|------|--------|
| camp | 3 | 297.89 | 99.2955 | 9.96 | 0.0000 |
| Error | 102 | 1017.30 | 9.9736 | | |
| Total | 105 | | | | |

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 7.3680 CV 42.86

| camp | Mean | Homogeneous Groups |
|--------|--------|--------------------|
| camp 4 | 9.6866 | A |
| camp 3 | 8.7369 | AB |
| camp 1 | 6.3207 | BC |
| camp 2 | 4.7277 | C |

Alpha 0.05 Standard Error for Comparison VARIES
 Critical Q Value 3.694 Critical Value for Comparison VARIES
 Error term used: Error, 102 DF

There are 3 groups (A, B, etc.) in which the means are not significantly different from one another.

Analysis of Variance Table for fructose

| Source | DF | SS | MS | F | P |
|--------|-----|---------|---------|------|--------|
| camp | 3 | 236.831 | 78.9437 | 8.44 | 0.0000 |
| Error | 102 | 954.508 | 9.3579 | | |
| Total | 105 | | | | |

Note: SS are marginal (type III) sums of squares

Grand Mean 7.6395 CV 40.04

| camp | Mean | Homogeneous Groups |
|--------|--------|--------------------|
| camp 4 | 9.5820 | A |
| camp 3 | 9.0654 | AB |
| camp 1 | 6.5925 | BC |
| camp 2 | 5.3179 | C |

Alpha 0.05 Standard Error for Comparison VARIES
 Critical Q Value 3.694 Critical Value for Comparison VARIES

Error term used: Error, 102 DF

There are 3 groups (A, B, etc.) in which the means are not significantly different from one another.

Mémoire de fin d'études ENITA Clermont-Ferrand, 40 p

Master professionnel :
« Elaboration et Amélioration de la Production végétale »

Répartition et dynamique des sucres de réserves dans les compartiments aériens du manguiers entre le repos avant floraison et la fin de la récolte - Relations avec sa charge en fruits

RESUME

La culture de la mangue représente un enjeu majeur à la Réunion. Cependant divers problèmes interviennent lors du cycle phénologique du manguiers (faible nouaison, forte chute de fruits,...) entraînant une forte irrégularité de production. L'intervention des réserves carbonées dans ces phénomènes a depuis longtemps été avancée et le CIRAD développe actuellement des recherches sur cette problématique. L'objectif de ce travail a été d'initier une cartographie spatiale et temporelle des sucres solubles (saccharose, glucose et fructose) et de réserve (amidon) dans le manguiers ainsi que de mettre en relation la production de fruits et la disponibilité en carbone dans les différents organes à quatre périodes clés du cycle phénologique.

Les premiers résultats révèlent un stockage de l'amidon principalement dans les compartiments ligneux les plus âgés alors que les sucres solubles se situent dans les compartiments ligneux les plus jeunes et dans les feuilles. Le saccharose diminue fortement à la floraison dans chacun des compartiments. La mobilisation de l'amidon dans l'arbre au cours de son cycle phénologique se fait jusqu'aux bois jeunes. Les fruits et les inflorescences représentent des puits de carbone importants. Généralement leur impact se situe sur les compartiments de proximité. La présence ou l'absence de fruits dans l'arbre influence fortement la répartition des sucres. Cependant les relations les plus marquées entre la charge en fruits et les glucides sont celles établies lors de la floraison. Ces résultats ainsi que d'autres études plus fines vont permettre à terme une meilleure compréhension du fonctionnement de l'arbre et une optimisation de la gestion du verger.

Mots clés : Manguiers, *Mangifera indica*, réserves carbonées, système aérien, charge en fruit, cycle phénologique, croissance

Maîtres de stage : Anne Clément-Vidal (CIRAD-Amis) et Frédéric Normand (CIRAD-Flhor)

Tuteur pédagogique : Pascale Goupil



Centre de Coopération
Internationale en Recherche
Agronomique pour le
Développement



Université Blaise Pascal



Ecole Nationale d'Ingénieurs
des Techniques Agricoles de
Clermont-Ferrand